ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ★ 1937

Ответственный редактор — академик-секретарь
отделения математических и естественных наук
академик А. Е. Ферсман

Редакционная коллегия — Президиум Биологической группы ОМЕН:
акад. В. Л. Комаров, акад. С. А. Зернов, акад. Б. А. Келлер

Редактор серии Н. И. Малаховский

Речь товарища И. В. СТАЛИНА на предвыборном собрании избирателей Сталинского избирательного округа гор. Москвы

11 декабря 1937 года в Большом театре

Председательствующий. Слово предоставляется нашему кандидату товарищу Сталину.

Появление на трибуне товарища Сталина встречается избирателями бурей оваций, которая длится в течение нескольких минут. Весь зал Большого театра стоя приветствует товарища Сталина. Из зала непрерывно раздаются возгласы: «Да здравствует великий Сталин, ура!», «Творцу самой демократической в мире Советской Конституции товарищу Сталину, ура!», «Да здравствует вождь угнетенных всего мира, товарищ Сталин, ура!»

СТАЛИН. Товарищи, признаться я не имел намерения выступать. Но наш уважаемый Никита Сергеевич, можно сказать, силком притащил меня сюда, на собрание: скажи, говорит, хорошую речь. О чем сказать, какую именно речь? Все, что нужно было сказать перед выборами, уже сказано и пересказано в речах наших руководящих товарищей Калинина, Молотова, Ворошилова, Кагановича, Ежова и многих других ответственных товарищей. Что еще можно прибавить к этим речам?

Требуются, говорят, разъяснения по некоторым вопросам избирательной кампании. Какие разъяснения, по каким вопросам? Все, что нужно было разъяснить, уже разъяснено и переразъяснено в известных обращениях партии большевиков, комсомола, Всесоюзного Центрального Совета Профессиональных Союзов, Осоавиахима, Комитета по делам физкультуры. Что еще можно прибавить к этим разъяснениям?

Конечно, можно было бы сказать эдакую легкую речь обо всем и ни о чем *(легкий смех)*. Возможно, что такая речь позабавила бы публику. Говорят, что мастера по таким речам имеются не только там, в капиталистических странах, но и у нас, в советской стране *(смех, аплодисменты)*. Но, во-первых, я не мастер по таким речам. Во-вторых, стоит ли нам заниматься делами забавы теперь, когда у всех у нас, большевиков, как говорится, «от работ полон рот». Я думаю, что не стоит.

Ясно, что при таких условиях хорошей речи не скажешь.

И все же, коль скоро я вышел на трибуну, конечно, приходится так или иначе сказать хотя бы кое-что *(шумные аплодисменты)*.

Прежде всего я хотел бы принести благодарность *(аплодисменты)* избирателям за доверие, которое они оказали *(аплодисменты)*.

Меня выставили кандидатом в депутаты и избирательная комиссия Сталинского округа советской столицы зарегистрировала меня как кандидата в депутаты. Это, товарищи, большое доверие. Разрешите принести вам глубокую большевистскую благодарность за то доверие, которое вы оказали партии большевиков, членом которой я состою и лично мне, как представителю этой партии *(шумные аплодисменты)*.

Я знаю, что значит доверие. Оно, естественно, возлагает на меня новые, дополнительные обязанности и, стало-быть, новую, дополнительную ответственность. Что же, у нас, у большевиков, не принято отказываться от ответственности. Я ее принимаю с охотой *(бурные продолжительные аплодисменты)*.

Со своей стороны я хотел бы заверить вас, товарищи, что вы можете смело положиться на товарища Сталина *(бурная, долго несмолкающая овация. Возглас из зала: «А мы все за товарищем Сталиным!»)*. Можете рассчитывать на то, что товарищ Сталин сумеет выполнить свой долг перед народом *(аплодисменты)*, перед рабочим классом *(аплодисменты)*, перед крестьянством *(аплодисменты)*, перед интеллигенцией *(аплодисменты)*.

Далее, я хотел бы, товарищи, поздравить вас с наступающим всенародным праздником, с днем выборов в Верховный Совет Советского Союза *(шумные аплодисменты)*. Предстоящие выборы это не просто выборы, товарищи. Это действительно всенародный праздник наших рабочих, наших крестьян, нашей интеллигенции *(бурные аплодисменты)*. Никогда в мире еще не бывало таких действительно свободных и действительно демократических выборов, никогда! История не знает другого такого примера *(аплодисменты)*. Дело идет не о том, что у нас будут выборы всеобщие, равные, тайные и прямые, хотя уже это само по себе имеет большое значение. Дело идет о том, что всеобщие выборы будут проведены у нас как наиболее свободные выборы и наиболее демократические в сравнении с выборами любой другой страны в мире.

Всеобщие выборы проходят и имеют место и в некоторых капиталистических странах, так называемых, демократических. Но в какой обстановке там проходят выборы? В обстановке классовых столкновений, в обстановке классовой вражды, в обстановке давления на избирателей со стороны капиталистов, помещиков, банкиров и прочих акул капитализма. Нельзя назвать такие выборы, даже если они всеобщие, равные, тайные и прямые, вполне свободными и вполне демократическими выборами.

У нас, в нашей стране, наоборот, выборы проходят в совершенно другой обстановке. У нас нет капиталистов, нет помещиков, стало-быть, и нет давления со стороны имущих классов на неимущих. У нас выборы проходят в обстановке сотрудничества рабочих, крестьян, интеллигенции, в обстановке взаимного их доверия, в обстановке, я бы сказал, взаимной дружбы, потому что у нас нет капиталистов, нет помещиков, нет эксплоатации и некому, собственно, давить на народ для того, чтобы исказить его волю.

Вот почему наши выборы являются единственными действительно свободными и действительно демократическими во всем мире *(шумные аплодисменты)*.

Такие свободные и действительно демократические выборы могли возникнуть только на почве торжества социалистических порядков, только на базе того, что у нас социализм не просто строится, а уже вошел в быт, в повседневный быт народа. Лет 10 тому назад можно было бы дискутировать о том, можно ли у нас строить социализм или нет. Теперь это уже не дискуссионный вопрос. Теперь это вопрос фактов, вопрос живой жизни, вопрос быта, который пронизывает всю жизнь народа. На наших фабриках и заводах работают без капиталистов. Руководят работой люди из народа. Это и называется у нас социализмом на деле. На наших полях работают труженики земли без помещиков, без кулаков. Руководят работой люди из народа. Это и называется у нас социализмом в быту, это и называется у нас свободной, социалистической жизнью.

Вот на этой базе и возникли у нас новые, действительно свободные и действительно демократические выборы, выборы, примера которым нет в истории человечества.

Как же после этого не поздравить вас с днем всенародного торжества, с днем выборов в Верховный Совет Советского Союза! *(Бурная овация всего зала)*.

Дальше я хотел бы, товарищи, дать вам совет, совет кандидата в депутаты своим избирателям. Если взять капиталистические страны, то там между депутатами и избирателями существуют некоторые своеобразные, я бы сказал, довольно странные отношения. Пока идут выборы, депутаты заигрывают с избирателями, лебезят перед ними, клянутся в верности, дают кучу всяких обещаний. Выходит, что зависимость депутатов от избирателей полная. Как только выборы состоялись и кандидаты превратились в депутатов, — отношения меняются в корне. Вместо зависимости депутатов от избирателей, получается полная их независимость. На протяжении 4-х или 5-ти лет, т. е. вплоть до новых выборов, депутат чувствует себя совершенно свободным, независимым от народа, от своих избирателей. Он может перейти из одного лагеря в другой, он может свернуть с правильной дороги на неправильную, он может даже запутаться в некоторых махинациях не совсем потребного характера, он может кувыркаться, как ему угодно, — он независим.

Можно ли считать такие отношения нормальными? Ни в коем случае, товарищи. Это обстоятельство учла наша Конституция и она провела закон, в силу которого избиратели имеют право досрочно отозвать своих депутатов, если они начинают финтить, если они свертывают с дороги, если они забывают о своей зависимости от народа, от избирателей.

Это замечательный закон, товарищи. Депутат должен знать, что он слуга народа, его посланец в Верховный Совет и он должен вести себя по линии, по которой ему дан наказ народом. Свернул с дороги, избиратели имеют право потребовать назначения новых выборов, и депутата, свернувшего с дороги, они имеют право прокатать на вороных *(смех, аплодисменты)*.

Это замечательный закон. Мой совет, совет кандидата в депутаты своим избирателям, помнить об этом праве избирателей, — о праве досрочного отзыва депутатов, следить за своими депутатами, контролировать их и, ежели они вздумают свернуть с правильной дороги, смахнуть их с плеч, потребовать назначения новых выборов. Правительство обязано назначить новые выборы. Мой совет — помнить об этом законе и использовать его при случае.

Наконец, еще один совет кандидата в депутаты своим избирателям. Чего нужно вообще требовать от своих депутатов, если взять из всех возможных требований наиболее элементарные требования?

Избиратели, народ должны требовать от своих депутатов, чтобы они оставались на высоте своих задач, чтобы они в своей работе не спускались до уровня политических обывателей, чтобы они оставались на посту политических деятелей ленинского типа, чтобы они были такими же ясными и определенными деятелями, как Ленин *(аплодисменты)*, чтобы они были такими же бесстрашными в бою и беспощадными к врагам народа, каким был Ленин *(аплодисменты)*, чтобы они были свободны от всякой паники, от всякого подобия паники, когда дело начинает осложняться и на горизонте вырисовывается какая-нибудь опасность, чтобы они были также свободны от всякого подобия паники, как был свободен Ленин *(аплодисменты)*, чтобы они были также мудры и неторопливы при решении сложных вопросов, где нужна всесторонняя ориентация и всесторонний учет всех плюсов и минусов, каким был Ленин *(аплодисменты)*, чтобы они были также правдивы и честны, каким был Ленин *(аплодисменты)*, чтобы они также любили свой народ, как любил его Ленин *(аплодисменты)*.

Можем ли мы сказать, что все кандидаты в депутаты являются именно такого рода деятелями? Я бы этого не сказал. Всякие бывают люди на свете, всякие бывают деятели на свете. Есть люди, о которых не скажешь, кто он такой, то ли он хорош, то ли он плох, то ли мужественен, то ли трусоват, то ли он за народ до конца, то ли он за врагов народа. Есть такие люди и есть такие деятели. Они имеются и у нас, среди большевиков. Сами знаете, товарищи, семья не без урода *(смех, аплодисменты)*. О таких людях неопределенного типа, о людях, которые напоминают скорее политических обывателей, чем политических деятелей, о людях такого неопределенного, неоформленного типа довольно метко сказал великий русский писатель Гоголь: «Люди, говорит, неопределенные, ни то, ни се, не поймешь, что за люди, ни в городе Богдан, ни в селе Селифан» *(смех, аплодисменты)*. О таких неопределенных людях и деятелях также довольно метко говорится у нас в народе: «так себе человек — ни рыба, ни мясо» *(общий смех, аплодисменты)*, «ни богу свечка, ни чорту кочерга» *(общий смех, аплодисменты)*.

Я не могу сказать с полной уверенностью, что среди кандидатов в депутаты (я очень извиняюсь перед ними, конечно) и среди наших деятелей не имеется людей, которые напоминают скорее всего политических обывателей, которые напоминают по своему характеру, по своей физиономии людей такого типа, о которых говорится в народе: «ни богу свечка, ни чорту кочерга» *(смех, аплодисменты)*.

Я бы хотел, товарищи, чтобы вы влияли систематически на своих депутатов, чтобы им внушали, что они должны иметь перед собой великий образ великого Ленина и подражать Ленину во всем *(аплодисменты)*.

Функции избирателей не кончаются выборами. Они продолжаются на весь период существования Верховного Совета данного созыва. Я уже говорил о законе, дающем право избирателям на досрочный отзыв своих депутатов, если они сворачивают с правильной дороги. Стало-быть, обязанность и право избирателей состоят в том, чтобы они все время держали под контролем своих депутатов и чтобы они внушали им — ни в коем случае не спускаться до уровня политических обывателей, чтобы они — избиратели внушали своим депутатам — быть такими, каким был великий Ленин *(аплодисменты)*.

Таков, товарищи, мой второй совет вам, совет кандидата в депутаты, своим избирателям. *(Бурные, долго несмолкающие аплодисменты, переходящие в овацию. Все встают и обращают свои взоры в правительственную ложу, куда проходит товарищ Сталин. Раздаются возгласы: «Великому Сталину, ура!», «Товарищу Сталину, ура!», «Да здравствует товарищ Сталин, ура!», «Да здравствует первый ленинец — кандидат в депутаты Совета Союза — товарищ Сталин! Ура!»)*.

ВЕСЬ СОВЕТСКИЙ НАРОД ГОЛОСОВАЛ ЗА ПАРТИЮ ЛЕНИНА — СТАЛИНА

12 декабря 1937 г. — день первых выборов в Верховный Совет СССР войдет в историю человечества, как день величайшего торжества социализма.

«Никогда в мире еще не бывало таких действительно свободных и действительно демократических выборов, никогда! История не знает другого такого примера» (Сталин). Сталинская Конституция, в отличие от конституций капиталистических стран, не знает ограничения избирательных прав населения по полу, расовой и национальной принадлежности, образовательному цензу, имущественному положению, социальному происхождению и т. п. Выборы в Верховный Совет СССР происходили при тайном голосовании. Каждый гражданин нашей страны, достигший 18 лет, голосовал так, как ему подсказывали его гражданская совесть, его убеждения.

Свободные и демократические выборы верховного органа советского государства вылились в могучую демонстрацию морального и политического единства нашего советского народа, его непоколебимой преданности делу партии Ленина—Сталина и безграничного доверия к Сталинскому Центральному Комитету.

История не знала до сих пор такой высокой политической активности населения и такого единодушия.

Никогда, ни в одной капиталистической стране, население не проявляло такой активности, какую показал советский народ 12 декабря 1937 г. К избирательным урнам пришло 91 113 153 избирателя, т. е. 96.8% населения, пользующегося избирательным правом.

Никогда, ни в одной капиталистической стране, правительство не опиралось на все население. Это стало возможным только в социалистическом государстве рабочих и крестьян. Только в нашей стране верховный орган является действительным выразителем воли всего народа.

За кандидатов блока коммунистов и беспартийных, а тем самым за партию Ленина—Сталина единодушно проголосовал весь советский народ. За этот блок коммунистов и беспартийных, за коммунистическую партию голосовало: в Совет Союза 89.8 млн., а в Совет Национальностей 89 млн. избирателей.

Выборы 12 декабря 1937 г. отчетливо продемонстрировали перед всем миром, что «у нас нет противопоставляющих себя друг другу партий, точно

так же как у нас нет противостоящих друг другу класса капиталистов и класса эксплоатируемых капиталистами рабочих. Наше общество состоит исключительно из свободных тружеников города и деревни — рабочих, крестьян, интеллигенции» (Сталин).

Замечательные итоги победы избирательного блока коммунистов и беспартийных в самых свободных и самых демократических выборах верховного органа советского государства являются великим торжеством социализма.

Блок коммунистов и беспартийных сцементирован кровью лучших сынов нашего народа, пролитой в годы гражданской войны; он успешно прошел сквозь все испытания и трудности в пору великих строительных работ сталинских пятилеток и вырос в непобедимую силу в борьбе за окончательную и бесповоротную победу социализма в нашей стране.

В нашей первой и пока единственной стране, где победил социализм, весь народ сплочен вокруг одной партии — героической партии большевиков. Опуская 12 декабря 1937 г. свой бюллетень в урну, каждый избиратель голосовал не только за кандидатов блока коммунистов и беспартийных, выставленных и зарегистрированных в его избирательном округе, — он голосовал за партию Ленина—Сталина и за всю ее внутреннюю и внешнюю политику.

Каждый гражданин нашей великой родины мысленно оглядывал пройденный под руководством своей коммунистической партии героический путь борьбы и побед и, опуская свой бюллетень с именами кандидатов избирательного блока коммунистов и беспартийных, говорил: «Да, я одобряю весь этот путь и голосую за партию, которая организовала и сплотила рабочий класс в тяжелые годы царизма, победоносно повела рабочих и крестьян на штурм капитализма и привела их через строй тяжелых испытаний к сегодняшнему счастливому социалистическому дню».

Советский народ своим единодушным голосованием одобрил всю хозяйственную политику нашей партии, превратившей нашу родину из нищей и отсталой России в цветущую, передовую, культурную, могучую социалистическую державу, гражданам которой гарантированы право на труд, на отдых, на образование и материальное обеспечение в старости.

Советский народ своим единодушным голосованием одобрил неустанную борьбу партии и ее Сталинского Центрального Комитета со всеми врагами народа, которые стремятся надеть ярмо капитализма на свободные народы СССР.

Советский народ своим единодушным голосованием одобрил внешнюю политику нашей партии и правительства. Мы не хотим войны, сказали 91 миллион избирателей, и поэтому мы поддерживаем все мероприятия партии по укреплению обороны нашей родины и готовы дать отпор любому врагу, который посягнет на нашу советскую землю и мирный труд, и разгромим его на его собственной территории.

В состав избранного Верховного Совета СССР входят виднейшие политические деятели во главе с великим вождем народов товарищем Сталиным, которого весь наш советский народ любовно называет своим первым депутатом; его славные соратники товарищи Молотов, Калинин, Ворошилов,

Каганович, Микоян, Чубарь, Андреев, Жданов, Ежов, члены ЦК ВКП(б) и Советского Правительства, местные партийные и советские работники, командиры промышленности, знаменитые стахановцы заводов и колхозных полей, замечательные летчики, ученые с мировым именем, учителя, писатели, артисты.

В Верховный Совет СССР вошли представители всех народов, братски объединившихся в великий несокрушимый Союз Советских Социалистических Республик.

В Верховный Совет СССР избраны лучшие сыны и дочери народа, которым рабочие, крестьяне и интеллигенция доверили управление страной победившего социализма.

Из 1 143 избранных депутатов Верховного Совета 288 — беспартийных. Их кандидатуры были выставлены блоком коммунистов и беспартийных и за них агитировали как коммунисты, так и беспартийные. Их избрание в высшие органы власти — яркий образец того, как партия Ленина—Сталина привлекает лучших людей из числа беспартийных к ответственной работе по управлению государством.

12 декабря 1937 г. советский народ продемонстрировал перед всем миром несокрушимое моральное и политическое единство советского общества и всю мощь и величие социалистической демократии.

Наш советский народ сознает свою сплоченность, сознает силу своего морального и политического единства, сознает свою историческую миссию неуклонно итти вперед по пути прогресса, показывая всему человечеству дорогу к счастливой социалистической жизни под великим знаменем Маркса—Энгельса—Ленина—Сталина, и десятки миллионов людей труда, науки и культуры, которые единодушно голосовали за кандидатов блока коммунистов и беспартийных, охвачены стремлением встретить 1938 г. новыми победами на путях строительства коммунистического общества.

Предисловие

Выдвинутая тов. Сталиным задача — доведение сборов хлеба по Союзу до 7—8 миллиардов пудов — сделалась основным лозунгом сельскохозяйственного производства нашей страны.

Решение этой задачи требует объединенных усилий работников всех отраслей сельскохозяйственной науки и производства и мобилизации всех сил и знаний.

Решающую роль в борьбе за высокие устойчивые урожаи должен сыграть правильный выбор сортов, о чем, в частности, свидетельствует внимание, которое уделяется партией и правительством селекционному делу.

И действительно, задачи, стоящие перед сортоводной работой в нашей стране, чрезвычайно усложнились. Помимо высокой урожайности, сорта должны располагать и целым рядом других свойств. Сорта должны давать продукты высокого качества, характеризующиеся максимальным содержанием ценных в производственном отношении веществ и, одновременно, отсутствием веществ вредных. Сорта должны характеризоваться максимальным иммунитетом по отношению к болезнетворным агентам, отличаться устойчивостью к неблагоприятным климатическим условиям (жаро-, холодо- и засухоустойчивость), способностью к длительному хранению.

В создании таких сортов большую помощь селекции может и должна оказать биохимия, пути приложения которой в этой области обширны и многообразны.

Разрабатывая эффективные, но вместе с тем доступные методы для массового исследования растительного сырья, биохимия может принять участие в отборе родоначальников с высокими показателями питательной и технической ценности. Огромную роль должно сыграть изучение биохимических основ важнейших физиологических признаков растений, как иммунитет к микроорганизмам, устойчивость к засухе и холоду, скороспелость и т. д. Изучение особенностей ферментной системы различных физиологических рас приведет к отысканию объективных показателей, связанных с тем или иным из ценных свойств растения.

В особенности крупное значение приобретают эти исследования в области селекции, под которую они подводят новую, биохимическую основу.

Весьма перспективным является также изучение закономерностей в образовании веществ при скрещивании и отдаленной гибридизации, которое должно дать в руки селекционеру научные методы, сознательного подбора пар.

Важнейшее значение имеет, наконец, изучение закономерностей в географической изменчивости химического состава растений, результаты которого найдут свое приложение при районировании культур, и т. д.

Совещание по биохимии сорта, созванное Президиумом Биогруппы совместно с Институтом биохимии Академии Наук СССР (16—18 апреля 1937 г.), позволило установить, что по всем перечисленным направлениям в Советском Союзе осуществляется большая и напряженная работа. В особенности отрадным является тот факт, что и на опытных станциях, вдали от центров, зачастую ведутся работы, представляющие крупнейший научный интерес. Во многих случаях результаты проделанной работы настолько важны, что они уже в настоящее время могут претендовать на использование их в практической селекционной работе.

Одновременно на совещании был выявлен и ряд существенных недостатков проводимой на местах работы, из которых наибольшее значение следует придать разобщенности отдельных работников, отсутствию плановой координации и недостаточной разработанности некоторых методических вопросов.

Совещанием был принят ряд решений, осуществление которых в жизни должно повести к тесному сплочению как теоретических, так и практических работников, связанных с этой отраслью биохимии, и помочь им с честью справиться с возлагаемыми на нее по этой линии задачами.

Академик А. БАХ

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. ШМУК.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ АЛКАЛОИДОВ ПРИ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ РОДА *NICOTIANA*

В настоящем исследовании изучался химический состав алкалоидов гибридных растений, полученных при отдаленной гибридизации разных видов рода *Nicotiana*.

Как установлено, отдельные виды *Nicotiana* содержат различные по своему химическому строению алкалоиды: *N. tabacum, N. rustica, N. alata, N. Langsdortfii* содержит никотин; *N. Sylvestris* и *N. Rusbyi* содержат алкалоид, являющийся вторичным основанием, повидимому, норникотин; *N. glauca* содержит анабазин.

В гибридном потомстве, полученном при различных комбинациях скрещиваемых видов, не удалось обнаружить появления каких-либо новых по своей химической структуре алкалоидов: гибридные растения содержали только те алкалоиды, которые имелись в родительских растениях, но в совсем своеобразных количественных соотношениях.

Первое поколение обычно являлось по составу своих алкалоидов вполне стандартным и содержащим только один алкалоид, характерный для одного из родителей, в дальнейшем же потомстве шло расщепление и появлялись растения как содержащие смеси алкалоидов, так и отдельно тот или иной алкалоид, характерный для родителей.

Все растения, как известно, накапливают в своем теле громадное разнообразие химически индивидуальных органических веществ. Сюда входят весьма многочисленные соединения, начиная от простейших по своему химическому строению спиртов, кислот, альдегидов и пр., до сложнейших по своей структуре белков, углеводов, глюкозидов, алкалоидов и др.

Как биохимические пути образования каждого из этих отдельных веществ в растениях, так и совокупность необходимых условий и причин, определяющих момент новообразования того или другого вещества в их составе, до сего времени являются крайне мало изученными и для огромного большинства растений даже совершенно неизвестными.

Вместе с тем как раз эти вопросы имеют не только глубокий теоретический интерес, но и громадное практическое значение, ибо познание законов, в соответствии с которыми проходит процесс образования отдельных химических индивидуальных веществ в растении, знание путей, по которым идет эволюция химического состава растительного мира, должны служить основной базой для постановки и решения важнейшей практической задачи — переделки растения, его химического состава и свойств в соответствии с нуждами и интересами социалистического хозяйства.

Если в настоящее время мы имеем сравнительно богатый материал по характеристике количественных изменений в содержании тех или других веществ в составе растений, происходящих при изменении внешних условий роста и развития растения, а также при географическом перемещении растений из одной зоны в другую, то нам почти ничего неизвестно о качественных изменениях этого состава.

Неясно даже, может ли происходить подобное качественное изменение, отражающееся на образовании новых веществ или на исчезновении обычных для данного растения веществ, при резком изменении внешних условий развития растений.

Невыясненным остается также и вопрос о размерах и границах индивидуальной изменчивости химических веществ в растениях в пределах данного вида, сорта и пр. Почти совсем не изучен вопрос и о том, происходят ли новообразования качественно новых химических веществ в растениях при близкой или отдаленной гибридизации и как связаны мутации с появлением и образованием качественно новых химических веществ, не содержавшихся в исходных формах растений.

Мы располагаем крайне бедным и весьма мало проверенным экспериментальным материалом, который не позволяет, хотя бы приближенно, ориентировать наши представления в этой интереснейшей и важнейшей проблеме химии растений.

Для нас несомненно, что в природе имеется множество путей подобного новообразования химически новых и качественно индивидуальных веществ в растениях, которые не содержались до этого в исходных родительских формах растений; об этом говорит непрерывно идущая и разнообразнейшая эволюция химического состава растений в природе, и в основе ее, несомненно, лежат те же общие законы развития, которые были даны Дарвином, но которые в отношении эволюции химического состава растений могут быть выражены своеобразно и которые пока не получили достаточного экспериментального обоснования.

Нам известно, что весь разнообразный набор различных химических веществ в данном виде растения всегда является весьма специфичным и характерным с его качественной стороны, количественное же содержание каждого из этих отдельных химических веществ, входящих в состав растения, может весьма сильно варьировать в зависимости от изменения условий роста и развития растений данного вида.

Мы склонны предположить, что весь комплекс органических веществ, специфичный для данного вида растения, является весьма стабильным и что каждый вид растений может быть охарактеризован известным набором качественно индивидуальных органических веществ, отличающих данный вид от другого вида растений.

Эти отличия должны быть особенно четко заметны на химическом строении конечных и стойких продуктов обмена растительной клетки: на глюкозидах, алкалоидах, веществах полифенольного и терпенного ряда, но, несомненно, они находят свое известное выражение и в промежуточных продуктах обмена, где они, однако, не могут быть столь заметными.

Характеризуется ли и сорт растения, принадлежащий к данному виду, какими-либо своеобразными, качественно отличными веществами от других сортов данного вида, остается неизвестным, скорее, судя по имеющемуся и не систематизированному материалу, можно предполагать, что сорта данного вида растений не отличаются друг от друга качественно различными веществами, а имеют лишь различные количества тех же веществ, характерных для данного вида.

На примере весьма большого разнообразия сортов табака (*Nicotiana tabacum*) мы могли убедиться, что все изученные нами сорта содержали всегда один и тот же типичный алкалоид — никотин, хотя колебания в содержании никотина всегда весьма значительны у различных сортов табака.

Ни разу как в нашей аналитической практике, так и в соответствии с литературными данными мы не наблюдали каких-либо указаний на присутствие другого алкалоида в растениях *N. tabacum* или *N. rustica*.

То же мы имеем и в отношении набора органических кислот в табаках, а также и многих других органических групп его состава. Качественно этот состав остается стабильным независимо от ботанической разновидности сорта.

В своих исследованиях мы специально искали подобные качественные отличия в химическом составе табаков, подробно исследуя его различные сорта, но нам ни разу не удалось установить хотя бы намек на присутствие в каком-либо сорте веществ, не встречающихся в других сортах табака, хотя различия в количественном содержании отдельных веществ были громадны и морфологические отличия сортов очень резки.

Такой специфичный, стабильный и характерный для данного вида (и, вероятно, для всех сортов данного вида) набор органических веществ, содержащихся в растении, повидимому, качественно не изменяется в смысле образования новых веществ при любом географическом перемещении растения, и все изменения в химическом составе происходят лишь в количественном содержании характерных для данного вида растения веществ.

Эти резкие количественные изменения качественно стабильных и специфичных для данного вида веществ сопряжены с не менее резкими изменениями всего габитуса растения.

На примере табачного растения мы легко убеждаемся в огромной морфологической пластичности этого растения, которое в зависимости от вариации условий его роста и развития дает резко различающиеся формы растений.

Лист табака Дюбека, имеющий в Крыму всего несколько сантиметров в длину, достигает для того же сорта табака, но выращенного в Сибири, полуметра длины, но в составе этого листа главным и преобладающим алкалоидом остается никотин, в чем мы неоднократно убеждались прямыми определениями производных никотина (дипикрат, пикролонат и др.).

Даже воспитывая молодые ростки любого сорта табака в искусственно ненормальных условиях, при которых они очень плохо развивались и быстро погибали (отсутствие света, чрезмерная влажность, высокая температура, высокое осмотическое давление среды и пр.), мы всегда убеждались,

что образованный в растении алкалоид являлся типичным и характерным для табака никотином.

Здесь уместно будет напомнить опыты Чиамичиана и более поздние работы Клейна, поставленные с целью выяснения биохимических путей образования никотина в табачном растении.

Какие бы разнообразные вещества ни вводились указанными авторами в табачные растения, во всех случаях они обнаруживали в нем лишь никотин, а не какие-либо другие качественно отличные от никотина основания, и хотя в этих работах авторами не ставилась прямая цель поисков качественно новых, не специфичных для табака алкалоидов, но мы имеем все данные предполагать, что образование таких оснований не могло бы остаться незамеченным для столь опытных экспериментаторов.

Таким образом создается представление, что качественный набор органических веществ в растении является весьма характерным и специфичным для данного вида (и, повидимому, для всех сортов данного вида) и не может быть легко изменен вариациями внешних условий роста и развития растений, при которых широко меняются лишь количественные соотношения между типичными для данного растения веществами.

Подобные же количественные изменения, повидимому, характеризуют и отличия сортов.

Мы не можем считать, однако, это представление безусловным и вполне доказанным, поскольку нет специальных исследований, обнимающих все разнообразие химических веществ растений данного вида, и поскольку вообще суждение о химическом составе растения не может быть точным вследствие неполноты наших знаний в отношении весьма многих как простых, так и сложных веществ в растении и в первую очередь белков. Поэтому правильнее ограничить это представление лишь конкретными веществами, химическую структуру которых мы хорошо знаем: маслами, углеводами, алкалоидами и некоторыми другими.

Решение этой основной, на наш взгляд, проблемы о закономерностях химического состава растений крайне затруднено еще потому, что химический состав растений резко изменяется в различные стадии и фазы развития растения, и растение, взятое в одном периоде его роста, не вполне совпадает по набору характерных для него веществ с тем же растением, взятым в другом периоде роста.

Если мы обратимся, однако, к алкалоидам табака, то мы легко можем убедиться, что на всех стадиях роста табачного растения в нем в качестве главного алкалоида всегда присутствует никотин. Как в набухших семенах табака, так и в материале, собранном в разной степени зрелости табачного растения, выделенный алкалоид всегда давал весьма характерные производные (дипикрат, пикролонат, красочные реакции), которые не оставляли никакого сомнения в том, что алкалоид являлся никотином.

Если, таким образом, набор органических веществ в данном виде растений представляется нам постоянным и качественно неизменным, хотя бы в отношении присущих данному виду алкалоидов, то крайне интересно знать, как поведет себя эта стабильная группа при скрещивании табака

с другими видами, также содержащими алкалоиды, но другого химического строения.

Постановка такого вопроса сделалась возможной после того, как нашими работами (4) выяснилось, что многие виды рода *Nicotiana* содержат не никотин, а структурно отличные от никотина алкалоиды.

Исследуя различные виды рода *Nicotiana*, мы еще в 1932 г. установили, что соли пикриновой кислоты с алкалоидами, выделенными из различных видов этого рода, имели не отвечающие пикрату никотина температуры плавления.

Название видов	Температура плавления пикратов
N. tabacum	218°
N. rustica	218°
N. alata	218°
N. Langsdorffii	214°
N. sylvestris	183°
N. Rusbyi	183°
N. glutinosa	178°
N. glauca	204°

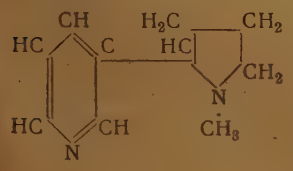
Это заставило нас тогда же предположить, что некоторые виды *Nicotiana* имеют в составе своего алкалоидного комплекса не никотин, а какой-то другой, отличный от никотина алкалоид.

Позднейшими работами, как и в нашей лаборатории (1, 3), так и исследованиями C. Smitt'a (6), было установлено, что действительно отдельные виды *Nicotiana* содержат весьма отличные от никотина алкалоиды.

Наиболее прочно в настоящее время установлено присутствие анабазина в *N. glauca* и отсутствие в этом растении никотина.

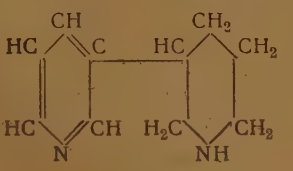
В *N. sylvestris* и в *N. Rusbyi* предполагается присутствие норникотина, и хотя это не доказано с такой же определенностью, как содержание анабазина в *N. glauca*, так как в чистом виде норникотин не выделен из этих растений, но тем не менее многие свойства этого алкалоида, характерные особенности его, как вторичного основания, присутствие пиридинового и пироллидинового кольца, а также температуры плавления некоторых производных (пикрат, пикролонат, золотая и платиновая соль) делают весьма вероятным присутствие норникотина в этих растениях.

Структурные отличия этих трех алкалоидов видны из их следующих формул:



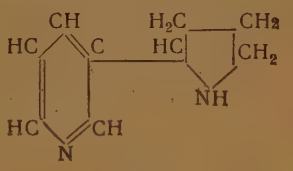
$C_{10}H_{14}N_2$

Никотин



$C_{10}H_{14}N_2$

Анабазин



$C_9H_{11}N_2$

Норникотин

В следующей таблице мы приводим сравнение температур плавления некоторых препаратов чистого норникотина (по литературным данным) с производными алкалоида из *N. sylvestris*.

	Пикрат	Пикролонат	Платиновая соль	Золотая соль
Для норникотина . .	185—187°	239—240°	270°	210°
„ алкалоида . . .	184°	235—240°	262°	200°

Как видим, температурные точки для солей алкалоида *N. sylvestris* несколько более низкие, чем соответственные для чистого препарата норникотина, что оставляет известное сомнение в действительности указанного строения этого алкалоида.

Исследованиями Е. Коваленко (²) отчетливо показан сложный характер алкалоидного комплекса в растениях *N. sylvestris* и несомненное присутствие в нем никотина наряду с другим алкалоидом, имеющим характер вторичного основания. Автор не выяснил химического строения этого алкалоида, но систематическое изучение многих растений этого вида показывает, что в огромном большинстве случаев этот неизвестный алкалоид содержится в них в значительном количестве, и соответственно с этим пикрат алкалоидов *N. sylvestris* имеет более или менее постоянную точку плавления (181—184° после перекристаллизации), резко отличную от температуры плавления пикрата никотина (218°).

Таким образом мы условно полагаем, что имеющийся в растениях *N. sylvestris* алкалоид является норникотином.

Недостаточная химическая идентификация этого алкалоида не препятствует изучению свойств алкалоидного комплекса в гибридных растениях, для которых мы также условно принимаем, что пикраты алкалоидов, плавящиеся при температуре 181—184° и не изменяющие своих температур плавления после перекристаллизации, образованы норникотином.

Эту условность нашего обозначения необходимо иметь в виду во всех случаях упоминания присутствия норникотина в растениях рода *Nicotiana*.

Как в табаке (*N. tabacum*) и в махорке (*N. rustica*), так, повидимому, и во многих других видах рода *Nicotiana* обычно присутствует не только один какой-либо алкалоид: никотин, анабазин или норникотин, но обычно мы имеем в растениях смесь алкалоидов и в этой смеси какой-либо один из алкалоидов имеет большее количественное преобладание.

Этот алкалоид, который часто называется главным алкалоидом и который сильно превалирует над совершенно ничтожными количествами сопутствующих алкалоидов, характеризует собой обычно данный вид.

Так, в табаке и махорке мы находим в ничтожных количествах тот же анабазин и норникотин [установлено Ehrenstein'ом (⁵)]. В *N. sylvestris*, наряду с преобладанием норникотина, легко может быть обнаружен никотин [Коваленко (²)]. В *N. Langsdorffii*, повидимому, присутствуют очень малые количества норникотина, которые мы не могли обнаружить в *N. alata*.

В *N. glauca* главным алкалоидом является анабазин, а никотин совершенно отсутствует, но, повидимому, имеются еще какие-то алкалоиды, химическая структура которых нами еще не установлена.

То обстоятельство, что почти во всех видах *Nicotiana,* помимо главного алкалоида, присутствуют весьма малые количества сопутствующих алкалоидов, в значительной степени затрудняет решение вопроса о новообразовании качественно новых форм алкалоидов при межвидовой гибридизации отдельных видов этого рода.

Тем не менее мы провели в течение ряда лет систематические исследования по характеристике алкалоидов растений, получаемых при межвидовой гибридизации следующих видов: *N. tabacum* × *N. glauca*; *N. sylvestris* × *N. tabacum*; *N. tabacum* × *N. Rusbyi*; *N. alata* × *N. Langsdorffii* [1], надеясь в каком-либо из отдельных растений гибридного потомства найти качественно новую форму алкалоида, отличную от алкалоидов родительских растений.

Исследование касалось лишь алкалоидов, характерных своей летучестью с водяным паром, и совсем не затрагивало нелетучих алкалоидов, которые в некоторых видах *Nicotiana* представлены в относительно заметных количествах.

Для идентификации алкалоидов мы пользовались во всех случаях методом отгонки алкалоидов из подщелоченного растительного материала паром и получения нерастворимых солей алкалоидов с пикриновой кислотой или пикролоновой кислотой.

Эти производные достаточно характерно отличаются друг от друга по своим температурам плавления.

	Температура плавления
Дипикрат никотина	218°
Пикрат анабазина	204°
„ норникотина	185—187°
Пикролонат никотина	213°
„ анабазина	239°
„ норникотина	240°

Помимо этого, в отдельных случаях мы производили дальнейшую идентификацию алкалоидов, разлагая полученные и очищенные пикраты щелочью и извлекая свободные алкалоиды органическими растворителями. С извлеченными таким путем алкалоидами мы делали добавочные реакции на присутствие или отсутствие вторично-аминных групп (известной реакцией Либермана с азотистой кислотой), что позволяло отличать никотин от анабазина и норникотина, а также производили характерные красочные испытания на пиридиновое кольцо, пиролльное кольцо и пироллидиновое кольцо [по Венушу ([7]) и по нашей методике ([4])].

В тех случаях, когда полученные пикраты представляли собою смесь пикратов разных алкалоидов, всегда удавалось разделить эту смесь дробной перекристаллизацией из спирта или воды или выделить из смеси один из пикратов.

[1] Весь материал для этих исследований нами систематически получался из селекционного отдела Института табачной промышленности в Краснодаре.

Этот прием очистки пикратов и их разделения мы производили до тех пор, пока перекристаллизованные фракции пикратов переставали изменять свои температуры плавления при дальнейшей перекристаллизации.

Алкалоиды гибридов *N. sylvestris* × *N. tabacum*

Исследование гибридного потомства этих растений производилось нами в течение ряда лет, начиная с 1932 г.

Исходные родительские формы растений в отношении их алкалоидного состава характеризуются следующим образом: *N. tabacum* содержит только никотин (температура плавления пикрата 218°), сопровождаемый весьма незначительной примесью сопутствующих алкалоидов, из которых доказано присутствие норникотина и анабазина.

N. sylvestris содержит в преобладающих количествах норникотин [1] (температура плавления пикрата 183—185°), который иногда сопровождается сравнительно большими количествами никотина.

Соотношение между норникотином и никотином в растениях *N. sylvestris* не является постоянным, и иногда встречаются растения с крайне незначительным количеством никотина, иногда же (значительно реже) никотин обнаруживается в больших количествах.

Общее содержание алкалоидов в исходных родительских формах представлено в следующей таблице:

		Общее содержание алкалоидов	Температура плавления пикратов алкалоидов	Название главного алкалоида
N. tabacum		1.50—2.00	218°	Никотин
N. sylvestris	Урожай 1932 г.	0.56	183°	Норникотин
	„ 1933 „	0.87	183°	„
	„ 1934 „	0.55	182°	„
	„ 1935 „	0.50—0.85	182—199°	Норникотин, а также смесь норникотина и никотина

Первое поколение гибридных растений, исследованное в течение всего ряда этих лет, всегда содержало только норникотин и не содержало никотина.

Первое поколение гибрида	Общее содержание алкалоида	Температура плавления пикрата алкалоида	Название главного алкалоида
Урожай 1932 г.	0.91	181—182°	Норникотин
„ 1933 „	0.74	180—182°	„
„ 1934 „	1.81	180—182°	„
„ 1935 „	—	181—183°	„

[1] Всюду, когда мы говорим о норникотине, следует иметь в виду, что его присутствие весьма вероятно, но еще не вполне доказано.

Детальное изучение свойств алкалоидов первого поколения растений ясно показало, что в составе летучих алкалоидов мы ни разу не встретили какой-либо такой формы алкалоида, которая по своим свойствам отличалась бы от алкалоидов родительских растений. В первом поколении мы имели всегда тот же алкалоид, который характерен для *N. sylvestris*.

На это указывает как температура плавления пикрата, так и реакции, выполненные нами с выделенным из пикрата алкалоидом: он оказался, в отличие от никотина, вторичным основанием, отчетливо дающим пробу Либермана и показывающим ясные красочные реакции на пиридиновое и пироллидиновые кольца.

В дальнейших поколениях гибридов *N. sylvestris* × *N. tabacum*, которые мы изучали до F_5, мы находим растения как содержащие только никотин или только норникотин, так и растения, содержащие различные смеси обоих алкалоидов.

В соответствии с этим мы имели пикраты алкалоидов, плавящиеся или при температуре 218°, или при температуре 182—184°, или имевшие промежуточные температуры плавления, лежащие между этими температурами (иногда ниже 182°).

В тех случаях, когда сильно преобладающим алкалоидом являлся никотин или норникотин, температура плавления пикратов мало изменялась при повторных перекристаллизациях, в тех же случаях, когда растения имели смеси алкалоидов и соответственно давали промежуточные температуры плавления пикратов, нам во всех случаях удавалось последовательной дробной перекристаллизацией разделить пикраты алкалоидов на пикрат никотина и пикрат норникотина, показывающие правильные температуры плавления, или выделить в чистом виде один из пикратов.

Ни в одном из исследованных растений всех поколений гибридов *N. sylvestris* на *N. tabacum* нам не удалось обнаружить присутствия алкалоида с иной точкой плавления пикрата или с иными свойствами, чем характерные алкалоиды исходных родительских форм.

Всего нами было исследовано более трехсот отдельных растений. Характерный состав алкалоидов в этих растениях представлен в следующей таблице:

Число растений, в процентах ко всем растениям

	1-е поколение	2-е поколение	3-е поколение
Растения с никотином	0	64	42
» с норникотином	100	8	46
» со смесью обоих алкалоидов	0	28	12
Итого.	100	100	100

Таким образом гибридное потомство *N. sylvestris* на *N. tabacum* дает первое поколение всегда стандартное в отношении присутствующего алка-

лоида, характерное для *N. sylvestris*. Если никотин и содержится в комплексе алкалоидов растений этого поколения, то его присутствие совершенно незначительно, и он является не более как сопутствующим алкалоидом, подобно тому, как норникотин является сопутствующим алкалоидом для никотина в табаке (*N. tabacum*).

Уже во втором поколении идет расщепление, и среди растений начинают выявляться: формы чисто никотинозные, вполне идентичные по своему алкалоидному комплексу табаку (*N. tabacum*), в которых норникотин является сопутствующим алкалоидом; формы, идентичные по своему алкалоидному составу *N. sylvestris*, и оригинальные формы, содержащие смеси обоих алкалоидов, причем соотношения никотина и норникотина в этих формах являются очень колеблющимися, с преобладанием то никотина, то норникотина.

Вследствие отсутствия аналитических методов определения содержания норникотина мы не имели пока возможности точно установить эти количественные соотношения алкалоидов.

В третьем поколении мы имеем дальнейшее расщепление, причем относительные количества растений, имеющих смешанные формы, делаются значительно меньшими, а число никотинных и норникотинных форм растений становится, как мы видим из таблицы, почти одинаковым.

При этом никотинные и норникотинные формы растений второго поколения дают в третьем поколении преимущественно также только никотинные и норникотинные формы и не дают смешанных форм, а смешанные формы второго поколения продолжают давать в третьем поколении как никотинные (16%) и норникотинные (50%) формы, так и смешанные формы (34%).

Алкалоиды гибридов *N. Rusbyi* × *N. sylvestris*

Летучий алкалоид *N. Rusbyi* так же, как и алкалоид *N. sylvestris*, обладает совершенно идентичными свойствами, давая пикрат с температурой плавления 182—184°, пикролонат с температурой плавления 249—250°, и обнаруживает характерные реакции вторичного основания.

Поэтому мы относим этот алкалоид к норникотину, соблюдая при этом ту же осторожность этого предположения, как и в отношении алкалоида из *N. sylvestris*.

Общее содержание алкалоидов в растениях *N. Rusbyi* обычно весьма невелико.

№ растения	Процент алкалоидов, по Келлеру	Процент алкалоидов, по Бертрану
1	0.16	0.13
2	—	0.19
3	0.16	0.13
4	0.13	0.14
5	0.15	0.09

При специальных исследованиях алкалоидного состава *N. Rusbyi* нам ни разу не удалось констатировать присутствия в нем никотина, хотя это может быть вызвано слишком незначительным его содержанием при общей бедности данного растения алкалоидами.

Но в потомстве уже первого

поколения *N. Rusbyi* на *N. sylvestris* легко обнаруживаются растения, содержащие никотин.

Такое появление никотина в растениях, происшедших от родителей, у которых главный алкалоид представлен норникотином, понималось нами ранее, как факт новообразования качественно новой формы алкалоидов, пока в 1935 г. (работа Е. Коваленко) мы не убедились, что *N. sylvestris* весьма часто содержит, наряду с норникотином, также и никотин, и, следовательно, гибридные формы растений не приобретают каких-либо новых алкалоидов, не отмеченных для исходных родительских форм.

№ растения	Общее содержание алкалоида	Температура плавления пикратов алкалоидов	Название главного алкалоида
1	0.332	181	Норникотин
2	0.437	181	„
3	0.656	218	Никотин
4	0.469	181	Норникотин
5	0.510	182	„
6	0.502	182	„
7	0.340	181	„
8	—	181	„
9	0.332	182	„
10	0.307	184	„
11	0.129	181	„
12	0.859	218	Никотин

Число растений, в процентах ко всем растениям

	1-е поколение	2-е поколение
Растения с никотином	13	28
„ с норникотином	87	64
„ со смесью обоих алкалоидов	0	8
Итого	100	100

Хотя число отдельных наблюдений над алкалоидами гибридов растений *N. Rusbyi* на *N. sylvestris* осталось сравнительно незначительным (не более 40 растений), тем не менее мы во всех случаях ни разу не могли обнаружить присутствия в гибридном потомстве какой-либо специфической, качественно новой формы алкалоида, не характерной для исходных родительских форм растений.

Алкалоиды гибридов *N. tabacum* × *N. glauca*

Алкалоид *N. glauca* изучен в настоящее время особенно подробно как работами C. Smitt'a, так и в нашей лаборатории [М. И. Хмура (3)]. Выделенный в большом количестве в чистом виде и подробно изученный алкалоид *N. glauca* оказался анабазином, т. е. тем же самым алкалоидом, который идентифицирован Ореховым в растении *Anabasis aphylla*, принадлежащем совсем к другому ботаническому семейству, чем род *Nicotiana*.

В истинном строении главного алкалоида *N. glauca,* как анабазина, не может быть в настоящее время никакого сомнения.

Одновременно с этим специальные исследования показали, что в алкалоидном комплексе *N. glauca* отсутствует никотин, но обнаружено присутствие в очень незначительном количестве каких-то других сопутствующих анабазину алкалоидов, строение которых до сего времени не могло быть установлено.

Такой очень своеобразный химический состав алкалоидного комплекса *N. glauca* очень резко отличает это растение от табака и многих других видов рода *Nicotiana* и делает этот вид исключительно интересным для изучения химических свойств гибридного потомства с табаком или другими видами *Nicotiana.*

К сожалению, мы получили в наше распоряжение лишь очень небольшой материал (130 растений), который поступил на исследование. Анализ алкалоидного комплекса растений первого поколения гибрида *N. tabacum* на *N. glauca* показал, что в них совершенно отсутствует никотин, а содержится только вторичное основание — анабазин. Все растения были совершенно однотипными по их алкалоидному составу, и лишь в редких отдельных экземплярах растений первого поколения можно было отметить присутствие незначительных следов никотина.

Общее содержание анабазина в растениях первого поколения всегда значительно выше, чем в исходном родительском растении (*N. glauca*).

В гибридных растениях третьего, четвертого и пятого поколений содержится или только анабазин, или никотин, или смесь никотина с анабазином, причем в большинстве случаев в таких смесях количественно преобладал анабазин.

	2-е поколение	5-е поколение
Растения с никотином	0	4%
„ с анабазином	100%	8%
„ со смесью алкалоидов .	0	88%
Итого .	100%	100%

Сложные гибриды (махорка × глаука × табак) неизменно также давали в потомстве или анабазин, или смесь анабазина с никотином.

Исследования растений гибридного потомства *N. tabacum* × *N. glauca* продолжаются нами в настоящее время, однако, на основе имеющегося у нас аналитического материала, мы можем предварительно сказать, что и в этих случаях гибридное потомство не обнаруживает способности вырабатывать какой-либо новый и специфичный алкалоид, не сходный с алкалоидами родительских форм.

Алкалоиды гибридов *N. Langsdorffii* × *N. alata*

Оба растения, как показали специальные исследования, содержат в качестве главного алкалоида только никотин, причем содержание никотина в обеих родительских формах очень различно.

Содержание никотина, в процентах

N. alata	0.04—0.08
N. Langsdorffii	0.44—0.86

Нам не удалось обнаружить каких-либо других форм летучих алкалоидов в *N. alata*, в то время как тщательная дробная перекристаллизация пикрата алкалоида из *N. Langsdorffii* показала, что имеется весьма незначительное количество примеси сопутствующих алкалоидов, пикраты которых по внешнему виду были сходны с пикратом норникотина.

Соответственно с этим мало очищенный пикрат алкалоидов из *N. Langsdorffii* (перекристаллизованный только один раз) после его разложения щелочью дает достаточно отчетливо реакцию Либермана с азотистой кислотой, что указывает на присутствие вторичного амина [1].

Данные реакции показывают, что в составе алкалоидного комплекса *N. Langsdorffii*, помимо никотина, имеется также алкалоид со свойствами вторичного основания, что делает возможным предположение о присутствии норникотина. Уместно вспомнить, что норникотин сопровождает никотин и в *N. tabacum*, как это показано работами Ehrenstein'a.

Всего нами было исследовано 144 гибридных растения *N. Langsdorffii* на *N. alata*; среди этих растений были найдены формы как содержащие только никотин или только норникотин, так и содержащие смеси обоих алкалоидов.

	Число растений, в процентах ко всем растениям	
	1-е поколение	2-е поколение
Растения с никотином	100	79
„ с норникотином	0	16
„ со смесью алкалоидов	0	5
Итого	100	100

Таким образом можно считать, несомненно, установленным, что в гибридном потомстве *N. Langsdorfii* на *N. alata* появляются растения, содержащие норникотин, который не является главным алкалоидом ни одной из родительских форм, но мы не решаемся в настоящее время заключить, что мы имеем в этом случае факт новообразования качественно новой формы алкалоида, чуждой для исходных родительских форм, поскольку исследование показало, что *N. Langsdorffii* имеет незначительную примесь к никотину алкалоида, приближающегося по своим свойствам к норникотину.

[1] Никотин реакции Либермана не дает.

Исследования по изучению алкалоидных комплексов гибридов различных видов рода *Nicotiana* нами еще не закончены и продолжаются в настоящее время. Отсутствие необходимой и специальной методики анализа различных форм алкалоидов не позволяло до настоящего времени вести раздельный количественный учет разных форм алкалоидов. Только сейчас в нашей лаборатории закончен разработкой специальный метод аналитического определения анабазина при совместном его присутствии с никотином, что позволит в ближайшее время поставить более точный количественный учет содержания алкалоидов в гибридном потомстве *N. tabacum* на *N. glauca*.

Однако пикратный метод, который мы до сего времени применяли к идентификации алкалоидов изучаемых растений, вместе с методами их качественной характеристики красочными реакциями ни в одном случае не позволил обнаружить в потомстве гибридных растений качественно нового формообразования алкалоидов, чуждых исходным родительским формам.

Мы сами считаем наш вывод пока предварительным и полагаем, что хотя он и основан на изучении алкалоидного состава нескольких сотен гибридных растений, но он во всяком случае не позволяет сделать широкого и принципиального обобщения, что вообще при межвидовой гибридизации невозможно появление новых химических веществ, не присутствовавших в исходных родительских формах.

Для такого ответственного и крайне важного обобщения имеющийся у нас материал является слишком односторонним, так как касается только части алкалоидов растений рода *Nicotiana*, и было бы, конечно, весьма неосторожным распространять полученные выводы на все химические соединения, встречающиеся в растениях.

Алкалоиды вообще, а относящиеся к группе никотина в частности, являются весьма инертными химическими соединениями, и вопрос о том, сохранится ли наблюдаемая нами закономерность наследования в наследовании также и для других более активных веществ, содержащихся в растениях, остается невыясненным и требует детального экспериментального изучения.

Полученные результаты позволяют, однако, отметить тот факт, что, несмотря на отсутствие действительных химических новообразований в потомстве гибридных растений, мы все же с ясностью наблюдаем, что потомство некоторых исходных форм растений содержит в большом преобладающем количестве алкалоид, который в родительских растениях обнаруживался лишь в ничтожных количествах. Особенно хорошо это заметно в гибридном потомстве *N. Langsdorffii* на *N. alata*, когда обнаружены растения с норникотином, в то время как в обоих родительских растениях он практически отсутствовал. Это мы видим и в потомстве *N. sylvestris* на *N. Rusbyi*, когда появляются чисто никотинозные растения от родителей, у которых преобладающим алкалоидом был норникотин.

Следовательно, при межвидовой гибридизации, даже в отношении химически инертных алкалоидов, мы имеем метод, который позволяет практически получать новый состав растений, отличный от состава родительских форм, ибо межвидовая гибридизация вызывает резкую количественную перегруппировку состава алкалоидов.

Этот факт, несомненно, имеет большое практическое значение и указывает на общий путь получения таких новых форм растений, которые могут явиться наиболее ценными и продуктивными по своему химическому составу.

Если бы даже и в отношении других веществ химического состава растений (кроме алкалоидов) при межвидовой гибридизации все химические изменения ограничились только резкой количественной перегруппировкой, как мы это наблюдаем на примере алкалоидов растений рода *Nicotiana* и в чем мы в отношении других веществ состава растений пока совершенно не уверены, то и в этом случае подобная резкая количественная перегруппировка является весьма мощным приемом к изменению химического состава растений.

Однако необходимо дальнейшее изучение всех деталей и закономерностей этого явления в отношении различных веществ химического состава растений, что даст необходимый материал для возможности практического использования подобной перегруппировки химического состава растений для хозяйственных целей.

Вместе с тем нельзя упускать из вида не менее важной стороны этого вопроса — является ли путь межвидовой гибридизации действительным путем создания принципиально новых форм химических соединений в растениях и ведет ли он к образованию таких веществ, которые полностью отсутствовали в родительских растениях и которые впервые появляются в гибридном потомстве.

Выяснение этого вопроса важно не только для познания путей эволюции химического состава растений, но и для ближайших практических задач переделки химического состава растений.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Коваленко Е., Сборник работ по химии табака, V, 15, 1934.
[2] Коваленко Е., Сборник работ по химии табака, VII, 47, 1937.
[3] Хмура, Сборник работ по химии табака, VI, 107, 1935.
[4] Шмук, Сборник работ по химии табака, V, 24, 1934.
[5] Ehrenstein, Chem. Ztg., S. 755, 1928.
[6] Smitt C., J. of Amer. Chem. Soc., 1935.
[7] Wenusch, Fachl. Mitt., 1933.

A. A. SHMUCK. THE CHEMICAL COMPOSITION OF ALCALOIDS OF INTESPECIES HYBRIDS OF THE GENUS *NICOTIANA*

SUMMARY

In the present study the chemical composition of the alcaloids was investigated in hybrid plants obtained by the crossing of remote species of the genus *Nicotiana*. It is known that alcaloids differing in chemical structure are contained in different species of *Nicotiana;* thus, *N. tabacum, N. rustica, N. alata, N. Langsdorffii* all contain nicotine; *N. sylvestris* and *N. Rusbyi* contain an alcaloid belonging to the secondary bases-

probably nornicotine, while *N. glauca* contains anabasine. In the hybrid offsprings obtained by crossing the above species in various combinations, no evidence has been found of the appearance of new alcaloids, altered in chemical structure. The hybrids contain only such alcaloids as present in the parental forms, though in peculiar quantitative proportions. As a rule, the first generation exhibited a standard alcaloid composition and contained only one alcaloid, typical of one of the parents; in the following generations splitting occured and plant appeared bearing mixtures of the alcaloids, along with such containing only one or the other of the typical parental alcaloids.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

В. И. НИЛОВ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ В ХИМИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Изложенная в статье экспериментальная работа имеет двоякое значение: 1) она открывает пути для выведения новых сортов эфирно-масличных растений и 2) дает ценный материал по вопросу о генезисе терпенов в растениях (механизме их образования и превращений).

Значение работ по изучению закономерностей в химической изменчивости растений и по селекции на химический состав в настоящее время является общепризнанным. Эти работы весьма важны для новых технических культур и из них в особенности для эфирно-масличных культур.

Причиною этого является то обстоятельство, что в качестве урожая в случае эфирно-масличных растений используются не только плоды, что имеет место для большинства сельскохозяйственных культур, но и самые разнообразные органы растений — листья, цветы, плоды, корни и т. д. При этом оказывается, что в течение индивидуальной жизни растения продукты, получаемые из него, непостоянны как по своему количеству, так и по качеству, и поэтому, для того чтобы характеризовать продуктивность сорта растения, необходимо тщательно изучить динамику изменения того или иного вещества в онтогенетическом развитии растения и таким образом определить уборочную фазу развития и по ней характеризовать сортовое разнообразие.

Вследствие этого изучение динамики накопления и качественных изменений эфирных масел (как и всяких других веществ, синтезируемых растением) является единственной базой для понимания сорта с химической точки зрения.

Большое количество исследований, проведенных в этом направлении с эфирно-масличными растениями, позволило установить ряд явлений, имеющих большое значение как в практическом, так и в теоретическом отношении. Важнейшие из них следующие:

1) В онтогенетическом развитии растений происходят глубокие качественные изменения веществ наряду с изменениями их количества.

2) Качественные изменения выражаются в глубоких изомеризационных явлениях, связанных часто с изменением основного углеродного скелета вещества и с реакциями окисления и восстановления.

3) В различных органах реакции протекают часто неодинаково, приводят к различным продуктам, характерным для данного органа.

4) Цикл превращения веществ является закономерным и характерным процессом для каждого вида растения.

Эти положения подтверждаются следующими экспериментально полученными данными:

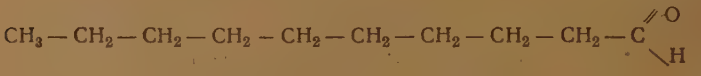
Таблица 1

Изменения удельного веса, коэффициента рефракции и вращения плоскости поляризации эфирного масла кориандра в различные фазы его развития

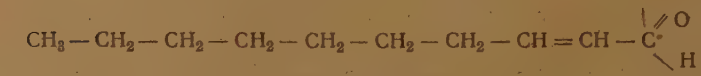
	Полное цветение	Завязи	Молочная зрелость	Мучнистая зрелость	Полная зрелость
$d_{20°}^{20°}$	от 0.8400 до 0.8529	от 0.8536 до 0.8586	от 0.8560 до 0.8612	от 0.8631 до 0.8667	от 0.8651 до 0.8700
$n_D^{20°}$	от 1.4509 до 1.4530	от 1.4533 до 1.4597	от 1.4580 до 1.4615	от 1.4622 до 1.4662	от 1.4638 до 1.4680
α_D	от + 0.1° до + 1.5°	от + 3.2° до + 7.0°	от + 5.6° до + 9.1°	от + 9.0° до +11.8°	от + 9.8° до +12.0°

Можно видеть закономерное повышение удельного веса, коэффициента рефракции и вращения плоскости поляризации от фазы полного цветения и до полной зрелости семян. При более подробном изучении состава полученных образцов масел, начатом мною совместно с В. В. Вильямс и Л. А. Михельсон и завершенном по нашему поручению А. И. Карлблом, оказалось, что на ранних фазах развития кориандра в составе его масла преобладают децилоловый, децилиновый и изодецилиновый альдегиды (в сумме до 96—98%) и небольшое количество мирцена. В дальнейшем по мере развития растения появляется линалоол, количество которого постепенно возрастает. В зрелых же семенах обнаруживаются моноциклические терпены и из них в наибольшем количестве дипентен.

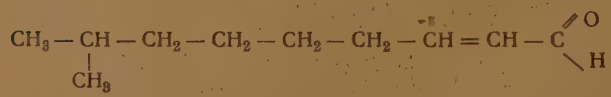
Таблица 2



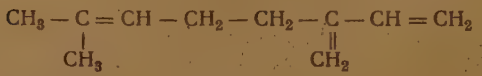
Децилоловый альдегид



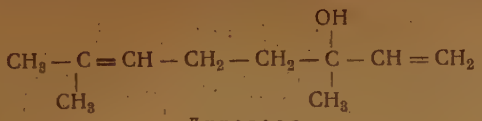
Децилиновый



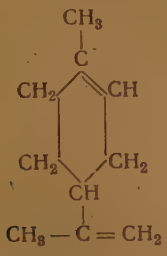
Изодецилиновый



Мирцен



Линалоол



Дипентен

Посевы кориандра в различных географических зонах показали, что закономерный ход изменений масла в онтогенетическом развитии растений остается таким же, и некоторые отклонения наблюдаются только в количественных соотношениях веществ.

Аналогичная работа, произведенная автором совместно с Л. А. Михельсон над ажгоном (*Trachyspermum copticum* Link.), привела к таким же результатам, т. е. и в этом случае закономерный ход реакций подтвердился, что вытекает из следующей таблицы:

Таблица 3

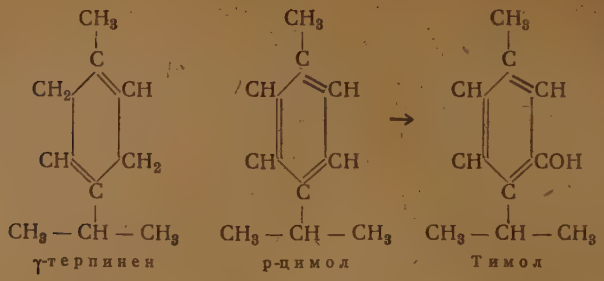
	Полное цветение	Молочная зрелость	Восковая зрелость	Полная зрелость
$d_{20°}^{20°}$	0.8672	0.8684	0.8912	0.9034
$n_D^{25°}$	1.4780	1.4781	1.4882	1.4949
Процент тимола	19	20	30	36

Наряду с закономерным повышением удельного веса и коэффициента рефракции наблюдается правильное возрастание количества тимола в масле (от 19 до 36%).

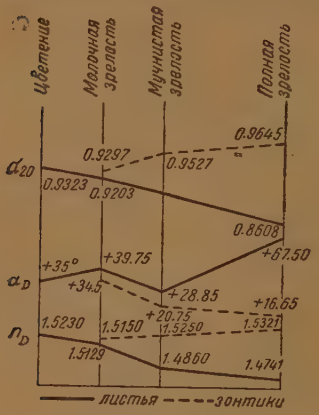
Существо химических изменений заключается в том, что если на ранних фазах развития растения преобладают алициклические терпеновые углеводороды (γ-терпинен, мослен), то впоследствии нарастает количество парацимола, а ко времени созревания плодов преобладающим компонентом является уже тимол (табл. 4).

Опыты с фенхелем (*Foeniculum officinale*) показали, что химические изменения, происходящие в маслах по мере развития растения, закономерны так же, как и в предыдущих случаях, однако характер закономерности в листьях и в зонтиках совершенно различен; так, если в листьях происходит в период от цветения до полного созревания семян постепенное накопление терпеновых углеводородов, что характеризуется понижением удельного веса

Таблица 4



(от 0.9323 до 0.8608), увеличением вращения плоскости поляризации (от $+35°$ до $+67.5°$) и понижением коэффициента рефракции (от 1.5230 до 1.4741), то в зонтиках за этот же период жизни растения происходит совершенно обратный процесс, а именно количество терпеновых углеводородов постепенно уменьшается и возрастает количество анетола и метил-хавикола.



Фиг. 1. Фенхель

Фиг. 2. *Rosmarinus officinalis*

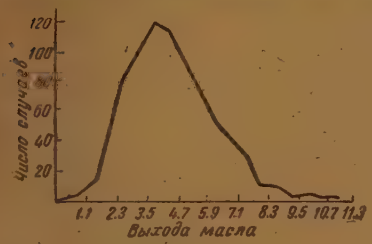
Благодаря этому удельный вес и коэффициент рефракции масла возрастают, а вращение плоскости поляризации падает, так как анетол и метил-хавикол оптически недеятельны и обладают по сравнению с углеводородами более высоким удельным весом и коэффициентом рефракции (фиг. 1).

Один из интересных случаев химического изменения состава масла в течение вегетационного развития растения представляет наблюденный нами случай закономерного изменения вращения плоскости поляризации масел из листьев многолетнего вечнозеленого кустарника розмарина (*Rosmarinus officinalis* L.). Наблюдения производились в течение целого года и показаны на фиг. 2.

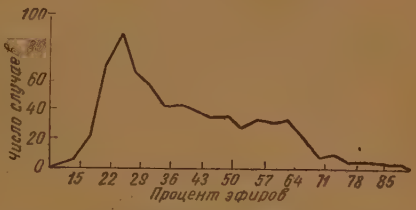
С июля по январь включительно вращение положительное и колеблется незначительно между $+8.5°$ и $+11.0°$, с февраля положительное вращение плоскости поляризации начинает падать, в апреле переходит в отрицательное, в мае (фаза цветения) достигает наибольшей отрицательной величины

(—5.25°), после чего начинает возрастать, в июне переходит в положительное и к июлю достигает средней нормальной для взятых в опыте сортов величины около + 9°.

Аналогичные работы произведены нами с рядом эфирно-масличных культур, причем мы неизменно наблюдали строго закономерный для каждого вида ход химических изменений масел. Важнейшим выводом этих работ явилось точное определение фазы уборки урожая, на которой возможно



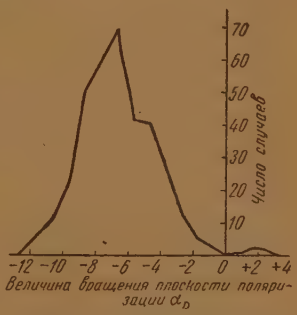
Фиг. 3. Разнообразие лаванд по выходу масла



Фиг. 4. Разнообразие лаванд по содержанию в массе сложных эфиров

получать высокие выхода и хорошее качество масла. По этим же фазам и на основе полученных данных можно подойти к производственным стандартам на масла и производить сравнительную характеристику сортового разнообразия в пределах каждой культуры. В дальнейшем мы приступили к химической характеристике внутривидового разнообразия по каждой культуре и к изучению закономерностей в химической изменчивости внутри вида.

Наиболее полно изучена в этом отношении лаванда французская (*Lavandula vera* D. C.), по которой мы имели возможность изучать около 800 сортов. Так как все эти сорта были высажены в одной географической зоне и на одном участке (Никитский ботанический сад им. В. М. Молотова, урочище Мартьян), то мы считаем полученные данные вполне сравнимыми и характеризующими генотипическое разнообразие лаванд.



Фиг. 5. Вращение плоскости поляризации у масел различных лаванд

При исследовании лаванд на выход масла оказалось, что у различных сортов имеют место колебания от 0.5 до 11.3%, причем наибольшее количество сортов (120 из 800) содержало около 4% масла (фиг. 3).

Так как наиболее ценным компонентом лавандового масла является уксусный эфир линалоола — линалилацетат, то представляло интерес установить содержание этого компонента в маслах различных сортов. Оказалось, что количество сложных эфиров в пересчете на линалилацетат вариирует у различных сортов лаванды в пределах от 11 до 75—80% (некоторые формы показали до 87% эфиров). При этом наибольшее количество сортов содержало в масле около 24—25% сложных эфиров (фиг. 4).

При исследовании вращения плоскости поляризации оказалось, что вращение вариирует от +2° до —12°, а наибольшее количество масел обладало вращением около —6.5° (фиг. 5).

Аналогичные явления мы наблюдали при изучении разнообразия сортов розмарина (*Rosmarinus officinalis*), тмина (*Carum carvi*), фенхеля (*Foeniculum officinale*), ажгона (*Trachyspermum copticum*) и ряда других культур.

Таблица 5

	% масла	$d_{20°}^{20°}$	
Розмарины	0.17—3.4 (ср. 1.5—2.0)	от 0.8779 до 0.9078	α_D +20° до —2.8°
Тмины	от 4.2 до 6.7	По содержанию карвона от 38 до 52%	
Фенхеля	от 2.7 до 13.0 (ср. 4—6)	от 0.9485 до 0.9756	n_D от 1.5007 до 1.5520
Ажгоны	от 2.0 до 10.0 (ср. 3—4)	от 0.8811 до 0.9064	Тимола от 25 до 50%

Причем неизменно обнаруживалась огромная вариабильность как по выходу масла, так и по содержанию в масле того или иного компонента. Это дало возможность отобрать наилучшие сорта для производства. Особенно важным и эффектным это исследование было для тех культур, которые способны к вегетативному размножению, так как для них оказалось возможным немедленно приступить к размножению найденных высококачественных сортов и внедрению их в производство.

Изучение сортового разнообразия таких культур, как далматская ромашка (*Pyrethrum cinerariafolium*) на содержание пиретрина, белладонна (*Atropa belladonna*) на содержание атропина, показало аналогичные результаты (табл. 6).

Таблица 6

Пиретрумы по содержанию пиретрина . .	от 0.4 до 2.01%
Белладонны по выходу атропина	от 0.17 до 1.1%

Довольно хорошо в этом отношении нами совместно с О. Н. Павленко изучена коллекция сортов персика, имеющаяся в Никитском ботаническом саду им. В. М. Молотова. Это исследование показало, что в пределах этой культуры у различных сортов наблюдаются колебания по содержанию сахаров от 5.4 до 15.26%, причем наибольшее количество сортов содержит около 9—10% сахаров (фиг. 6).

Наиболее сахаристыми оказались среднеспелые сорта—в среднем 10.52% сахаров при крайних отклонениях от 5.88 до 15.26%. За ними идут сорта

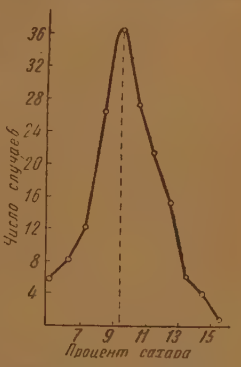
позднеспелые со средним содержанием сахаров 9.99% при крайних отклонениях от 6.04 до 13.3% и наименее сахаристые раннеспелые сорта, содержащие в среднем около 7.5% сахара с крайними отклонениями от 5.4 до 11.23%. Всего изучен 161 сорт. Изучение содержания сахаров у других плодовых культур, например, у различных сортов абрикосов, слив, инжира, а также содержания жира у разнообразных сортов маслин и горьких и сладких миндалей привело к тем же результатам, характеризующим огромную амплитуду химической изменчивости в пределах вида (табл. 7).

Таблица 7

Колебания в содержании сахаров и жира у различных сортов плодовых

	Процент сахаров	Процент жира в ядре косточек
Абрикосы	от 5.6 до 15	от 29 до 58
Сливы	„ 5.35 „ 17.9	„ 29 „ 53
Инжир	„ 11.1 „ 18.8	
Маслины	—	„ 44.7 „ 71 (в мякоти плода)
Миндаль сладкий	—	„ 44.7 „ 67.9
„ горький	—	„ 46.7 „ 60.7

Большой интерес представило изучение содержания жира в ядрах косточек персиков. Оказалось, что колебания в содержании жира у различных сортов персиков были от 5 до 60%. Так как у некоторых сортов персиков ядра не вызревают и семена оказываются не всхожими, то этому явлению мы и приписываем низкое содержание жира (от 5 до 25%), однако, если откинуть эти случаи и взять нормально сформировавшиеся ядра, то все же наблюдается большая вариабильность — примерно от 25 до 60%. Наибольшее количество сортов содержало жира около 50—55%. Весьма характерно, что наиболее низкомасличными оказались раннеспелые сорта, еще у группы среднеспелых попадаются сорта с содержанием жира 20, 25, 30%, хотя значительно реже. У позднеспелых сортов самый низкий процент жира — 40, причем число таких случаев весьма незначительно (фиг. 7).



Фиг. 6. Разнообразие персиков по сахарам; наибольшее количество сортов содержит около 9—10%. Крайние отклонения от 5.4 до 15.26%

Изучение иодных чисел жиров как у различных сортов персиков, так и у абрикосов, слив, маслин, горьких и сладких миндалей дало следующие результаты (табл. 8).

Так как все изучавшиеся породы и сорта культивировались в одной географической зоне, а именно на территории Никитского ботанического сада, то варьирование иодных чисел можно приписать только генотипической изменчивости сортов.

Все эти данные приводили к убеждению, что наблюдавшиеся нами случаи химической изменчивости внутри вида представляют собою вполне законо-

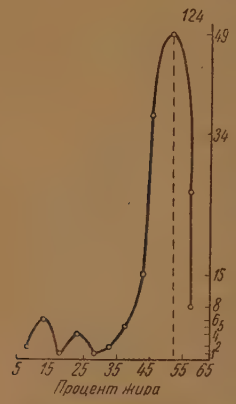
Таблица 8

Колебания иодных чисел у жиров различных сортов плодовых

	Амплитуда колебаний	Наибольшее количество случаев
Персики	от 65 до 104	около 90—95
Абрикосы	„ 74 „ 108	—
Сливы	„ 69 „ 100	—
Маслины	„ 70 „ 85	—
Миндаль сладкий . . .	„ 53.2 „ 113.8	около 80—90
„ горький . . .	„ 70.4 „ 104.1	„ 90—100

мерное явление, и это позволило следующим образом обобщить полученные данные.

1) В системе каждого вида наблюдается значительное вариирование по количественному содержанию различных групп веществ или отдельных химических компонентов (химических признаков), причем определенное содержание группы веществ или отдельного компонента группы является наследственным признаком всякого биотипа, входящего в систему данного вида.



Фиг. 7. Разнообразие персиков по содержанию жира в ядре косточки; наибольшее количество сортов содержит 50—55%. Крайние отклонения от 25 до 60% (от 5 до 60%)

2) Амплитуда вариирования по химическим признакам в пределах вида определяется физиологической ролью данной группы веществ или вещества и исторически сложившейся конституцией вида, и крайние отклонения этой амплитуды свидетельствуют о том, что дальнейшее увеличение или уменьшение этой группы веществ или вещества, вероятно, вызывает биологическую ослабленность организма по отношению к среде, в которой он существует. При изменении среды возможно появление форм, выходящих за пределы известной нам амплитуды вариирования. В пределах известной амплитуды осуществляются (или возможны к осуществлению) все теоретически возможные наследственные количественные вариации.

3) Возможны и другие причины ограниченности амплитуды химической изменчивости по некоторым веществам — это те случаи, когда определенный химический процесс в растении является побочным, сопровождающим, и в этих случаях он зависит в своем количественном выражении от ведущего процесса, а следовательно, и амплитуда вариирования в этом случае будет лимитироваться не биологической ослабленностью организма, а мерою развития других, ведущих процессов.

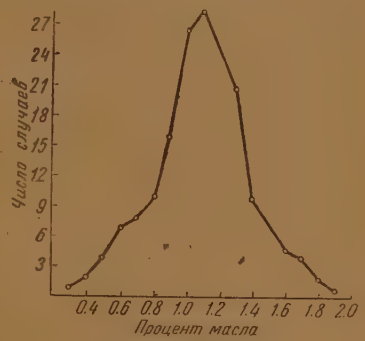
4) Не обнаружено прямолинейной корреляции между содержанием группы веществ (например, эфирного масла) и содержанием в этой группе какого-либо определенного компонента. Что касается корреляций с морфологическими признаками, то они могут быть только случайными, если исключить такие положения, когда морфа является прямым следствием опре-

деленного химизма (например, крупные вместилища — много веществ, и наоборот; присутствие или отсутствие особых органов, служащих местом отложения определенных веществ, например клубни; разросшийся околоплодник и т. д.).

5) Приближенно можно говорить о следующей правильности: чем меньше вещества содержится в растении, тем больше амплитуда его вариирования, и наоборот.

Изложенные выше данные позволяют значительно повысить урожайность любой культуры, причем особенно быстро и легко это сделать по отношению к вегетативно размножающимся культурам, так как любая из найденных высокопродуктивных форм в этом случае легко может быть закреплена и размножена в нужных размерах.

Так, при введении в культуру дикорастущей колюрии (*Coluria geoides* R. Br.), корни которой содержат около 1% эфирного масла, главной составной частью которого является евгенол, мы предположили, что если популяция, не подвергавшаяся селекции, дает 1% масла, то при изучении разнообразия можно получить формы с содержанием масла по крайней мере около 2%. Первый же год исследования, проведенного Д. Л. Понга, обнаружил ряд форм с выходом масла от 1.5 до 1.9%, т. е. полностью оправдались теоретические предположения. Так как колюрия прекрасно размножается вегетативным путем, то уже приступлено к размножению этих форм. На фиг. 8 представлена диаграмма вариирования колюрии по выходу масла.



Фиг. 8. Вариирование колюрии по выходу масла

Если внутри вида существуют наследственные вариации по химическим признакам, и мы этим свойством пользуемся с практическими целями, то было бы ошибкой думать, что этим исчерпывается способность растения к химическим изменениям. Наоборот, давно известно, что под влиянием различных условий среды происходят значительные изменения в способности растения накапливать вещества в тех или иных количествах. Следовательно, каждая наследственная форма (сорт) обладает определенной амплитудой изменчивости, и меняющиеся условия существования осуществляют ту или иную из потенциальных возможностей форм.

Представляло интерес исследовать, в каких же пределах сорт может вариировать в отношении своих химических признаков под влиянием различных условий существования. Чтобы не впасть в ошибку, для этой работы были взяты растения лаванды, размноженные вегетативно от одного материнского куста, причем каждое полученное таким образом растение исследовалось индивидуально. При этом были получены следующие результаты: средняя проба данного клона показывала выход масла 3.1% и содержа-

ние сложных эфиров в масле около 22%, при исследовании каждого куста в отдельности мы наблюдали колебания в выходе масла от 0.6 до 5.5%, а по содержанию в маслах сложных эфиров от 17 до 51%. Аналогичные работы были произведены с несколькими клонами лаванды, а также с геранью (В. И. Озирским), причем неизменно наблюдалась большая амплитуда химической изменчивости у отдельных кустов клона, тогда как средняя проба всегда давала характерные для данного клона показатели.

Обсуждая полученные данные, мы пришли к заключению, что это явление закономерное и причина его лежит в том, что процессы маслообразования, несомненно, управляются ферментами. В свою очередь работа ферментов в растении зависит от ряда как внешних, так и внутренних причин. Нужно думать, что условия питания, различная влажность, действие микроэлементов и т. д. не проходят бесследно для работы ферментов в клетке, с другой стороны, условия внутри клетки в связи с онтогенетическим развитием растения, в связи с процессами старения организма, также меняются, и это также не может не отражаться на таких реакциях, как процесс образования эфирных масел.

Можно думать, что всякое искусственное воздействие на растение, которое привело бы к изменению активности и направленности действия группы ферментов, управляющих процессами маслообразования, привело бы к изменению выхода масел и соотношения между его компонентами. Но отсюда можно сделать весьма важные выводы, а именно, трудно предположить, чтобы отдельные биотипы (формы сорта, вариации и т. д.) обладали различными наборами ферментов, чтобы осуществлять все количественные вариации вида, показанные выше. Но если это так, то, следовательно, для каждого биотипа (сорта, формы и т. д.) можно подобрать такие условия среды, при которых он мог бы осуществить любую из возможных в пределах всего вида количественную вариацию по химическому признаку. Это, конечно, только теоретические предположения и вероятнее всего, что в ряде случаев практически не удастся подобрать такие условия или на пути их применения встанут непреодолимые препятствия, однако работа в этом направлении нам кажется необходимой и плодотворной, так как она может внести свежую струю в агротехнику сельскохозяйственных культур. Нам кажется, что полученные нами данные в отношении химической изменчивости внутри клона приводят к необходимости разработки этого вопроса.

С этой же точки зрения представляет интерес следующий проделанный нами эксперимент. В течение 7 лет мы наблюдали за выходами и качеством масла лаванд, выращиваемых в Никитском саду.

Для этого опыта было взято 7 клонов, т. е. 7 номеров лаванды, причем каждый номер был вегетативно размножен от одного куста. Ежегодно с каждого номера собирался урожай и определялся выход масла и содержание в нем сложных эфиров. При этом были получены следующие результаты (табл. 9).

Мы видим, что в первый год культуры выхода масла по всем номерам довольно низки. На 2-й, а особенно на 3, 4 и 5-й год культуры выхода масла значительно возрастают. Уже на 6-й год намечается некоторая тен-

Таблица 9

Сводная таблица по выходам масла лаванды

Пункты	№ клонов	1930 г.	1931 г.	1932 г.	1933 г.	1934 г.	1935 г.	1936 г.
Никитский сад	40	2.1	5.1	5.4	5.0	5.4	5.1	3.0
» »	41	1.6	2.9	3.6	3.3	3.9	3.0	2.4
» »	43	1.9	3.2	3.9	4.1	3.7	3.9	2.7
» »	101	1.9	4.4	5.2	4.4	4.7	2.7	3.2
» »	135	2.1	6.4	6.2	6.4	5.4	4.7	4.4
» »	152	—	5.5	5.7	5.6	5.6	5.7	5.1
» »	79	1.1	2.2	2.7	2.7	2.9	2.3	2.1

Таблица 10

Сводная таблица по содержанию сложных эфиров в масле лаванды

Пункты	№ клонов	1930 г.	1931 г.	1932 г.	1933 г.	1934 г.	1935 г.	1936 г.
Никитский сад	40	44.7	59.9	52.8	54.4	61.6	48 3	27.8
» »	41	48.5	59.4	55.1	57.0	59.7	39.0	35.2
» »	43	14.2	24.5	19.7	12.3	31.6	9.2	11.7
» »	101	45.6	45.1	54.9	52.6	48.1	64.4	30.2
» »	135	12.3	17.4	18.4	17.4	26.6	13.5	9.7
» »	152	—	22.3	23.3	21.5	26.8	16.0	15.2
» »	79	43.3	35.0	39.0	26.2	43.0	34.5	29.2

денция к снижению выходов, на 7-й год это снижение видно совершенно отчетливо. Если рассмотреть данные по содержанию в масле сложных эфиров (табл. 10), то увидим аналогичные явления, а именно, в молодом возрасте процент сложных эфиров в масле невысок, но, как только лаванда достигает нормального развития (на 2, 3, 4, 5-й год культуры), количество сложных эфиров сильно возрастает. На 6-й и в особенности на 7-й год культуры, когда растения начинают дряхлеть, процент сложных эфиров в масле сильно снижается.

Так как изучались одни и те же кусты в течение всех 7 лет, то совершенно ясно, что такие изменения в химизме мы можем приписать только возрасту растений. Но что же произошло с возрастом? Нам кажется, что здесь налицо изменения в условиях работы ферментного аппарата растения, что же касается наблюденной амплитуды изменчивости, то цифры сами за себя говорят. Если бы мы научились искусственно вызывать такого размаха изменения и управлять ими, то урожайность многих культур была бы поднята весьма высоко.

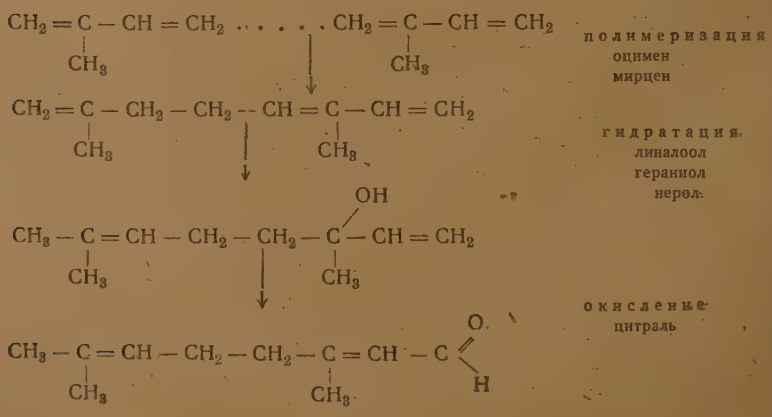
До сих пор речь шла об изменчивости количества вещества или группы веществ, но не менее важен вопрос об изменении качества, т. е. о появлении вновь или об исчезновении того или иного вещества.

Для решения этого вопроса мы обратились к изучению химической изменчивости эфирных масел внутри родов растений. Оказалось, что если

какой-либо род вообще обладает способностью синтезировать терпены (эфирные масла) и если он отличается достаточным полиморфизмом, то у отдельных видов, составляющих род, мы всегда обнаружим в качестве главных компонентов масла все известные нам типы строения углеродных скелетов компонентов эфирных масел. Так, в пределах каждого рода, вырабатывающего эфирные масла, у отдельных его видов, мы всегда найдем компоненты алифатического строения или бициклического, или моноциклического, или ароматического. Это явление казалось нам закономерным, и поэтому мы решили подвергнуть его экспериментальной проверке. Мы исходили из следующих представлений: 1) так как в настоящее время нам известно два типа появления наследственных отклонений признаков — это мутации и гибридизация, то естественно было предположить, что разнообразие видов внутри рода образуется именно этими путями, но если это так и если учесть, что род осуществляет все типы строения углеродных скелетов терпенов, то отсюда вытекает, 2) что при отдаленных гибридизациях, а в некоторых случаях и при получении мутаций в поколениях гибридов или мутантов могут и должны появляться вещества, которых не было у исходных родительских форм, т. е. отдаленные скрещивания должны были привести к явлению химических новообразований. Теоретически рассуждая, можно было думать, что, исходя из двух видов, обладающих двумя определенными структурами компонентов масла, путем скрещивания, изучения потомства и выбора среди потомства новых пар для скрещивания как с родителями, так и между собой (все это при условии относительно фертильного потомства) возможно получить любой из известных нам терпенов.

В свою очередь указанное выше представление о неизбежности появления при скрещиваниях химических новообразований базировалось на предположении, что терпены, обладающие 10-углеродной молекулой, образуются в растении из единого исходного вещества с 5-углеродной молекулой. Схематически этот процесс можно было бы представить себе следующим образом (табл. 11):

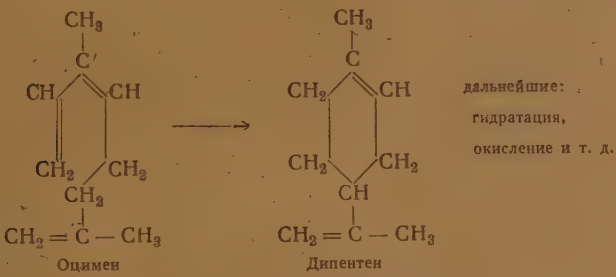
Таблица 11



В первой фазе реакции происходит уплотнение двух 5-углеродных молекул с образованием алифатического терпена. Понятно, что в этом процессе может быть несколько вариантов. Для простоты откинем пока их рассмотрение.

В дальнейшем путем гидратации образовавшегося алифатического терпена можно притти к ряду типичных алкоголей, являющихся обычными в составе эфирных масел. При окислении их можно получить столь же обычные альдегиды. С другой стороны, возможен другой процесс, который сводился бы или к циклизации алифатического терпена, или к несколько иному типу уплотнения, при котором сразу могли бы образоваться циклические терпены (табл. 12).

Таблица 12



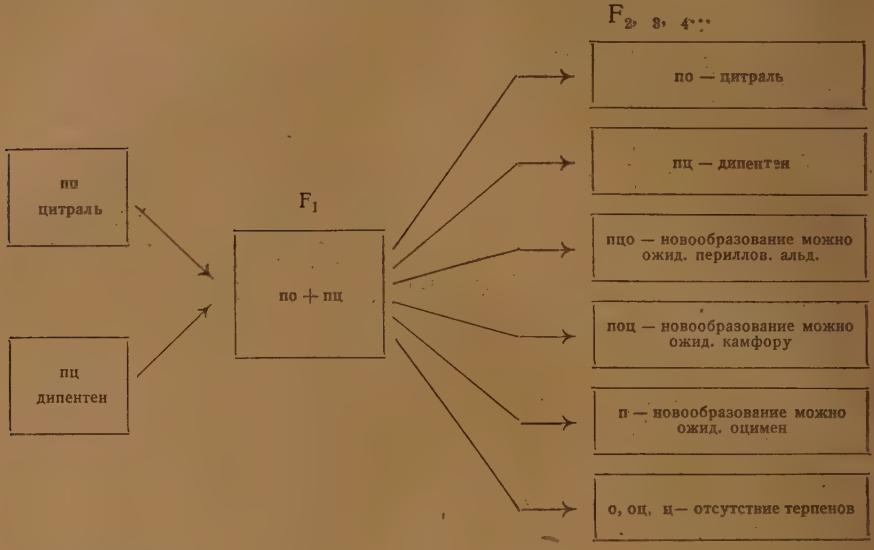
Дипентен, фелландрены, терпинены и др.

Эти последние в свою очередь путем реакций гидратации, окисления, дегидратации, восстановления могли бы дать все известные нам терпены. Словом, при наличии в растении какого-то одного исходного вещества с 5 углеродами в молекуле и факторов (групп ферментов), определяющих течение реакций уплотнения, гидратации, окисления, циклизации, дегидратации, восстановления, возможно ожидать образования в растении всех известных нам терпенов и их производных. Представим себе теперь, что эти факторы при скрещиваниях и расщеплении гибридов могут комбинироваться у потомства любым способом. [Быть может, точнее было бы сказать, что контакт этих факторов (ферментов) с веществом, являющимся исходным для образования терпенов, может осуществляться и комбинироваться любым способом, так как распространение этих групп ферментов в растительном царстве, вероятно, очень широко.] Таким образом мы неизбежно должны будем притти к выводу, что при отдаленной гибридизации, в поколениях, мы неизбежно получим, наряду с веществами, которые имеются и у родителей, также и ряд химических новообразований, при этом появление этих новообразований, их строение должны быть процессом закономерным, а следовательно, заранее предвидимым и управляемым (табл. 13).

Тот закономерный факт, что в системе каждого рода, вообще способного образовывать терпены, мы у отдельных видов находим все типы строения углеродных скелетов терпенов, уже в известной мере подтверждает изложенные выше предположения. Точно так же и закономерные изменения

в составе масел, происходящие в онтогенетическом развитии растений, о которых мы говорили выше, также, нам кажется, подкрепляют наше представление. Однако без экспериментально полученных подтверждений все же было бы неправильно делать окончательные выводы, тем более, что следствия из этих выводов открывали большую перспективу к действию, к активному управлению биосинтезом растений.

Таблица 13



Первое подтверждение было получено следующим образом. При изучении коллекции гераней было обращено внимание на то обстоятельство, что один из номеров *Pelargonium radula* при самоопылении давал весьма сильное расщепление, заставлявшее думать, что эта форма является межвидовым гибридом. Ботанико-агрономическую работу с этими растениями вел В. Я. Демьянов. При изучении масла одного из выщепенцев этой формы нами было обнаружено, что это масло содержит в огромном количестве дециловую кислоту — вещество, которое не было обнаружено в масле исходной формы. Литературные изыскания показали, что дециловая кислота еще никем не была обнаружена в составе масел видов гераней. Масло *Pelargonium radula* состоит главным образом из ментона. Так как по своим морфологическим признакам, по мнению В. Я. Демьянова, выщепенец напоминал *Pelargonium capitatum,* то А. А. Правдолюбовой специально изучался состав масла этого вида в надежде открыть там дециловую кислоту. Оказалось, что действительно масло *P. capitatum* содержало значительное количество кислоты состава $C_{10}H_{18}O_2$, но эта кислота имела одну двойную связь, ее амид плавился при 96—96.5°, и она оказалась жидкой при комнатной

температуре. А. А. Правдолюбовой высказано предположение, что это — изомер цитронелловой кислоты. Важным было то обстоятельство, что ни в масле *P. capitatum*, ни в масле *P. radula* дециловая кислота не была обнаружена даже в следах, несмотря на тщательные поиски. Это позволило нам сделать заключение, что здесь мы имели дело со случаем химического новообразования.

Таблица 14

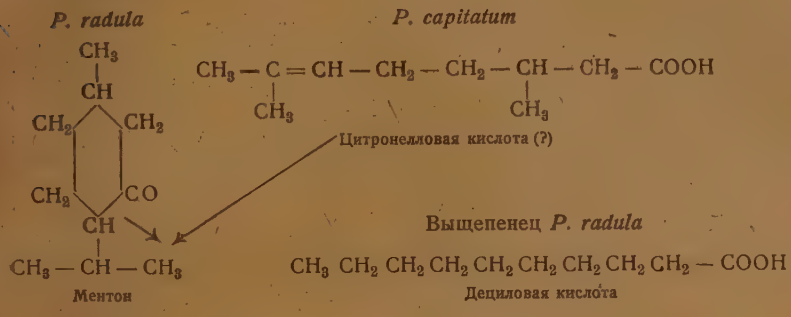
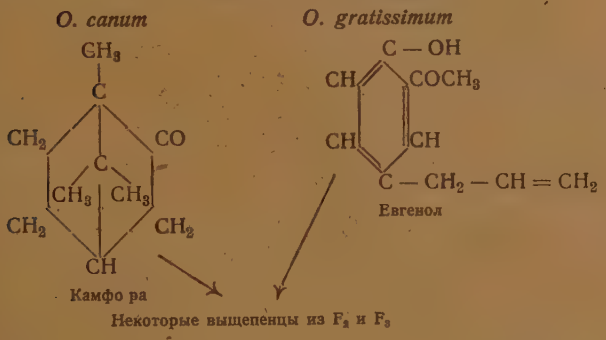
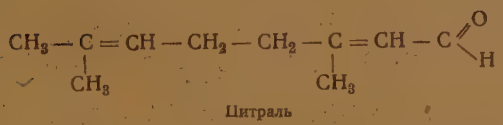


Таблица 15

Случай из F_2 и F_3 от скрещивания *O. canum* на O. *gratissimum*





Одновременно с этими исследованиями П. А. Нестеренко в Никитском саду было произведено скрещивание *Ocimum canum* (камфарного базилика) с *Ocimum gratissimum* (евгенольным базиликом). Состав масел обоих родителей заранее и довольно тщательно изучался в нашей лаборатории, так же как изучалась и чистота этих видов. Гибриды первого поколения оказались фертильными, поэтому сравнительно быстро П. А. Нестеренко были получены второе и третье поколения, которые оказались чрезвычайно пестрыми по своему габитусу. Химическое исследование этих поколений еще далеко не закончено, но некоторые номера из выщепенцев сразу же обра-

тили на себя внимание. Среди F_2, а также и среди F_3 оказались формы, содержащие цитраль (табл. 15).

Повторное исследование масел родителей, которое специально было направлено на то, чтобы найти у них хотя бы следы цитраля, не дало положительных результатов. Этот факт окончательно убедил нас, что если наше представление о неизбежности химических новообразований при отдаленной гибридизации еще и страдает схематичностью и, вероятно, потребует в дальнейшем значительных исправлений и дополнений, но все же в общем оно правильно. Как можно видеть из схемы на табл. 13, мы предвидим при расщеплении гибрида появление таких форм, которые, происходя от масличных родителей, сами могут и не содержать масла. Оказалось, что как в расщеплении гибрида *Ocimum canum* на *Ocimum gratissimum*, так и в расщеплении *Pelargonium roseum*, которая является гибридом, обнаруживаются такие формы.

Таблица 16

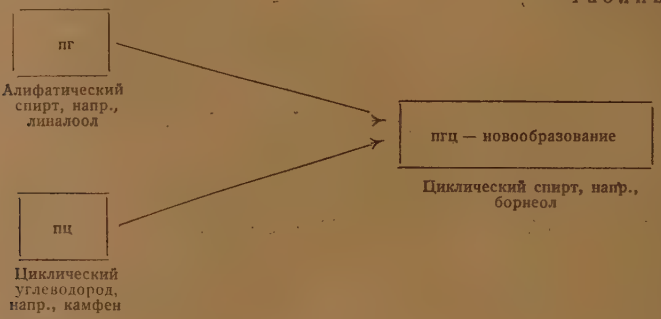
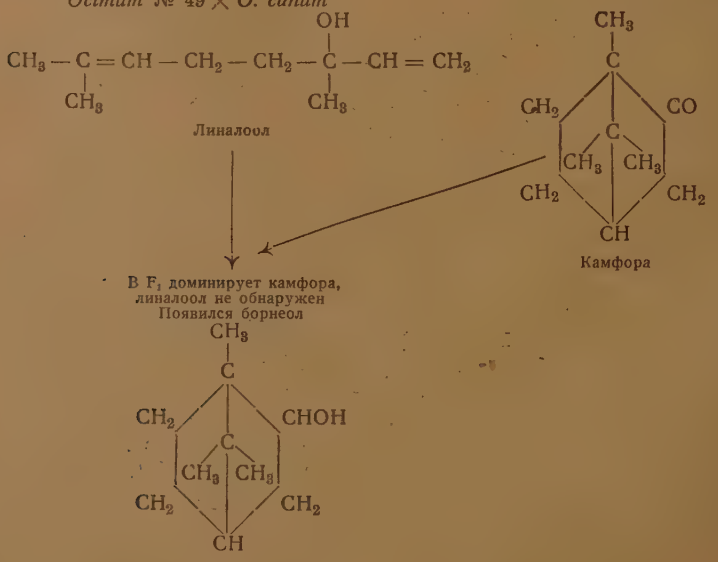


Таблица 17

Ocimum № 49 × *O. canum*



Но если бы наше представление было правильно, то мы должны были бы в некоторых случаях получить химические новообразования не только при расщеплении первого поколения гибрида, когда факторы могут распределяться в поколениях в различных сочетаниях, но также и в первом поколении, как это видно из схемы (табл. 16).

Этот случай мы имели при скрещивании базилика № 49 на *Ocimum canum* (камфарный), которое также произведено П. А. Нестеренко (табл. 17).

В масле базилика № 49 главными компонентами являются линалоол и метил-хавикол, у камфарного базилика — камфора, терпеновые углеводороды. При изучении масла первого поколения от скрещивания оказалось, что доминирует камфарный углеродный скелет. Присутствие линалоола обнаружить не удалось, но появился новый спирт, обладающий углеродным скелетом камфоры — борнеол. Это — чрезвычайно интересное явление и особенно благодаря тому, что, как известно (из работы И. В. Виноградовой), линалоол в присутствии катализатора алюминия может изомеризоваться в камфору. Это исследование в нашей лаборатории производилось Т. И. Книшевецкой в самые последние дни, поэтому мы не имели возможности еще раз проверить его. Разумеется, огромная принципиальная его важность заставит нас в 1937 г. со всей тщательностью произвести пробы на содержание хотя бы следов борнеола у родителей и повторить исследование масла гибрида.

Когда мною впервые была высказана гипотеза о неизбежности появления химических новообразований при отдаленных скрещиваниях и мутационных явлениях, то со стороны многих исследователей я услышал весьма определенные возражения, которые в общем сводились к двум моментам:

1) Продукт, который нами принимается за новообразование, быть может, в ничтожном количестве (в следах, не открываемых обычными методами исследования) присутствует у родителей, а следовательно, появление его в расщеплениях гибрида в более заметных количествах нельзя считать за новообразование.

2) Родительские виды могут иметь «скрытые» физиолого-химические признаки, которые при их скрещивании и расщеплении гибрида могут выявиться. В этом случае новообразования также отвергаются, как признаки потенциально возможные, но не осуществленные у родителей. Ввиду этих возражений нам кажется совершенно необходимым сделать некоторые разъяснения. Мы не знаем, из какого продукта в растении образуются терпены, однако у нас нет никаких сомнений в том, что их образованию предшествуют более простые вещества, которые, проходя ряд ферментных реакций, превращаются в терпены. Точно так же взаимоотношения между алифатическими и циклическими терпенами позволяют думать, что первые переходят в последние. Таким образом, если в конечном результате мы имеем какой-либо циклический и окисленный терпен, то его образованию предшествовал ряд других, промежуточных веществ, которые, однако, не обнаруживаются в составе масла. Если представить себе, что какой-либо последний этап превращения терпена благодаря скрещиванию не осуществляется и задерживается в силу каких-то причин, то естественно, что в результате это-

го может осуществиться накопление какого-то промежуточного продукта. Можем ли мы принять его за химическое новообразование, если мы предполагали его у родителя в качестве промежуточного продукта?

Мы считаем это новообразованием, так как принципиально важным здесь является изменение направления ферментной реакции. С другой стороны, если при скрещивании какой-либо из продуктов, имевшихся у одного из родителей, получил возможность дальнейшего превращения благодаря изменению ферментного аппарата, привнесенному другим родителем, то такое превращение мы также называем химическим новообразованием.

Короче говоря, мы отнюдь не думаем, что благодаря скрещиваниям и расщеплениям гибридов возможно появление в составе растения таких веществ, которые никак не связаны с веществами, свойственными данному растению, но только такие, которые являются или промежуточными продуктами на пути к образованию вещества, имеющегося у родителей (или его производными), или продуктами дальнейшего его превращения. При этом каждое из таких новообразований в дальнейших скрещиваниях ведет себя, как самостоятельный признак, но подчиняется тем же принципам дальнейших изменений.

Следовательно, принципиально важным является не появление нового вещества у гибрида, так как это новое вещество можно представить себе либо в качестве промежуточного на пути к известному (а следовательно, как многие говорят, присутствующего хотя бы в ничтожных количествах), либо в качестве потенциально возможного к осуществлению путем дальнейшего превращения известного (в этом случае можно сказать, что это «скрытый физиолого-химический признак»). Важной является возможность изменения направления биохимического процесса, следствием которого могут быть и появление химических новообразований, и одностороннее развитие какой-либо одной реакции, обусловливающей увеличение выхода того или иного вещества, и ряд других явлений.

Нам могут сказать, что наше представление о неизбежности различных сочетаний факторов при расщеплении гибридов и вытекающей отсюда необходимости появления химических новообразований не дает науке ничего нового, так как все это предусматривается известной закономерностью в расщеплении, открытой Менделем. Однако это не так. Схема Менделя ограничивает процесс изменчивости. На основании этой схемы, изучив пару признаков, можно заранее расписать все возможные изменения в потомстве, и процесс эволюции, если бы он протекал только по этой схеме, был бы давно изучен. В принципиальной своей сущности схема Менделя отрицает возможность появления новообразований, ограничивая их сочетаниями известного.

Между тем наше представление сводится к тому, что благодаря сочетаниям известного появляется новое, которое действует уже с этого момента самостоятельно и может служить исходной точкой для дальнейших сочетаний, в свою очередь могущих дать новые новообразования, и так до бесконечности. Короче говоря, наше представление допускает возможность, исходя из пары видов, вывести бесконечный ряд форм (тогда как по Менде-

лю — конечный и строго ограниченный). Сказанное выше относится, в сущности говоря, не к Менделю, который опубликовал свою работу около 70 лет назад и мог работать, как и всякий человек, только с ограниченным количеством материала, но к некоторым современным менделистам, которые, несмотря на огромное и все возрастающее количество фактов, приводящих к необходимости пересмотреть основы учения о наследовании признаков при скрещиваниях, продолжают смотреть на вещи весьма узко.

Наше предвидение о характере и формах новообразований может пока простираться только на первые поколения, так как характер последующих будет зависеть от совершенно новых сочетаний. Но из предложенной нами схемы течения химических процессов и появления химических новообразований должно вытекать еще одно весьма практически важное следствие, которое при подтверждении его фактами в свою очередь укрепило бы нашу точку зрения. Если течение реакции определяется наличием исходного вещества и соответствующей группы ферментов и так как известно, что многие терпены связаны между собою таким образом, что в известных условиях из одного можно получить другой (например, из пинена — дипентен, из линалоола — камфору, из линалоола — дипентен и другие циклические углеводороды, из цитронеллаля — изопулегол и т. д.), то при скрещивании растения, содержащего, например, линалоол, с другим видом, содержащим камфору, в первом поколении скрещивания преобладание должна была бы получить реакция образования камфоры по той простой причине, что если линалоол вообще может служить исходным материалом для образования камфоры, то при наличии фактора, определяющего течение реакции в сторону образования бициклического соединения — камфоры, нет никаких препятствий к преимущественному ее образованию. Следовательно, при такого рода скрещивании в первом поколении должна была бы доминировать камфора.

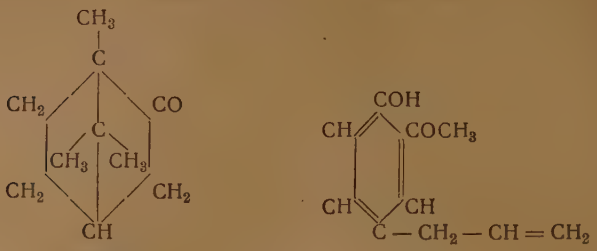
В общей форме это положение можно сформулировать так: если мы имеем два вещества, причем одно из них более простое и может служить для образования другого, более сложного, и если эти вещества распределены по одному у двух форм растений, способных к скрещиванию, то при скрещивании в первом поколении будет доминировать более сложное вещество.

Разумеется, это отнюдь не касается гибридов второго, третьего и т. д. поколений, где могут преобладать любые вещества из имеющихся у родителей или вновь появившихся в зависимости от того, как сложится ферментная система гибрида.

Приведенный выше пример, когда скрещивался вид, содержащий линалоол, с видом, содержащим камфору, и тот факт, что нам в F_1 не удалось обнаружить линалоол, тогда как камфоры было много, подтверждают и могут служить иллюстрацией приведенного выше правила. Кроме этого, в нашей лаборатории получен еще ряд аналогичных фактов. При изучении масла гибрида F_1 от скрещивания *Ocimum canum* на *Ocimum gratissimum,* произведенного аспирантом Д. П. Снегиревым, оказалось, что доминирует евгенол (табл. 18).

Таблица 18

Ocimum canum × *O. gratissimum*

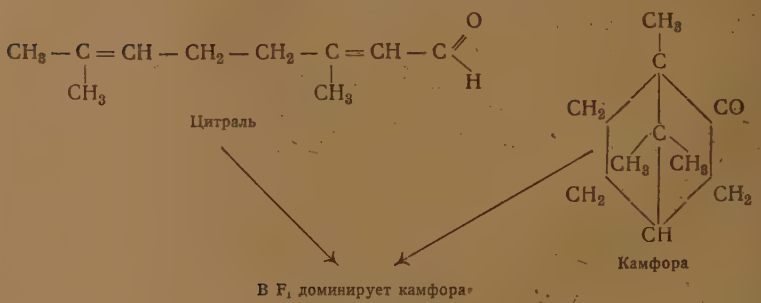


В F_1 доминирует евгенол

Этот случай, однако, мы не считаем особенно характерным, так как ничего не известно о возможности перехода камфоры в евгенол, и это трудно себе представить, хотя известен переход камфоры в другой фенол-карвакрол. Однако нет сомнения, что евгенол, как ароматический фенол, более «сложное» (вернее, на пути превращений далее продвинувшееся) вещество, чем камфора. Быть может, в растении такой переход и осуществим, и тогда этот факт полностью, а не формально, подтверждал бы предложенное нами правило. Но одним из вполне безупречных подтверждений является факт доминирования камфоры при скрещивании *Ocimum pilosum*, содержащего цитраль, с *Ocimum canum*, содержащего камфору (табл. 19).

Таблица 19

Ocimum pilosum × *O. canum*

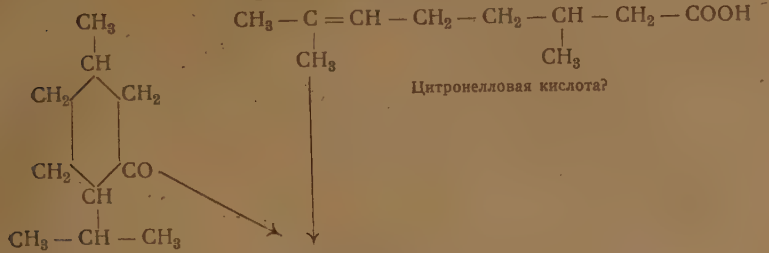


В F_1 доминирует камфора

В тех же случаях, когда у родителей имеются хотя и близкие вещества, однако переход одного из них в другое затруднен по чисто химическим соображениям, у гибрида они остаются примерно в тех же количествах, в каких они были у родителей. Этот случай изучен А. А. Правдолюбовой на экспериментально полученном В. Я. Демьяновым гибриде между *Pelargonium radula* × *Pelargonium capitatum* (табл. 20).

Таблица 20

Pelargonium radula × *P. capitatum*



Поскольку у кислоты, содержащейся в масле *Pelargonium capitatum*, имеется только одна двойная связь, а кроме того, и карбоксильная группа, возможностей для ее циклизации в терпен нет, хотя, вообще говоря, из алифатического вещества («более простого»), как, например, в случае линалоола или цитраля, переход в циклическое («более сложное») вполне возможен. Нам кажется, что эти факты также подкрепляют высказанную нами гипотезу о механизме превращений терпенов при гибридизации. Но еще более важным является то обстоятельство, что таким образом мы получаем в руки метод сознательного подбора пар для скрещивания и выведения сортов с преобладанием именно того вещества, которое нам нужно. Если растение способно к вегетативному размножению, то мы можем сразу же закрепить в первом поколении все его хорошие качества, в том числе и явление гетерозиса, которое часто при этом наблюдается. Так мы и поступили в случае гибрида *Ocimum canum* на *Ocimum gratissimum*, который рекомендуется для производства в качестве источника евгенола. Если к вегетативному размножению прибегнуть нельзя, тогда встает задача получения полиплоидной формы. Вопрос о химической изменчивости при мутациях находится только еще в самом начале своей разработки. Из работ, произведенных в нашей лаборатории Р. П. Уринсон над мутантами герани, можно видеть, что во всяком случае количественные отношения компонентов в масле изменяются. Что касается качественных изменений (в смысле появления химических новообразований, как мы это предполагаем по теоретическим соображениям), то нам пока не удалось их обнаружить.

Нам кажется, что изложенные выше работы представляют интерес и могут быть полезны как для практической селекции, так и для биологии, хотя они находятся еще в самом начале своего развития.

Никитский ботанический сад
им. В. М. Молотова.

Поступило
15.VI. 1937.

W. J. NILOW. LAWS IN THE CHEMICAL VARIABILITY OF PLANTS

SUMMARY

The object of the investigation was to determine the general laws of the chemical variability of plants, on the basis of which it should be possible to make use of the data of chemical analysis for the classification of vegetable organisms, and also to discover practical methods for the control of biosynthesis in plants.

The plan of the work had in view:

1) The study of chemical variability in the ontogenetic development of plants.

2) The study of variability in vegetatively reproduced organisms.

3) Within one species.

4) Within one genus.

5) In cross-breeding and splitting of hybrids.

6) In experimentally obtained mutations.

The investigation was chiefly carried out upon essential oil bearing plants and their essential oils, and also on fruit-bearing (peaches, apricots, plums, figs, olives, almonds etc) and technical cultures (belladonna, Dalmatian Camomile and others).

It has been established that characteristic regular variations take place in each species in the course of ontogenetic development.

For instance it has been shown that in Coriander, the specific gravity, the index of refraction and the optical rotation of the essential oil increase with the development of the plant attaining a maximum at complete maturity of the seeds. From the chemical point of view the essential feature of these variations is that at the beginning the oil consists of decylene and isodecylene-aldehydes and also of myrcene. Later on linaluol and terpene hydrocarbons (dipentene) make their appearance.

Regular variations in the composition of oil in proportion to the development of the plant, have also been observed in *Trachyspermum copticum,* in Fennel *(Foeniculum officinale).* Rosemary *(Rosmarinus officinalis)* and other plants. The regular character of chemical variations makes it possible to fix exactly the industrially most adventageous stage for harvesting.

Further a study was made of the variation of the chemical characters within the species and it was found that in Lavender (*Lavandula vera* D. C.) the essential oil content of the flowering spikes fluctuates from 9.5 to 11.3% of the absolute dry weight the greater part of varieties containing about 4% oil. The ester content of the oils varied from 11 to 75—80%.

As great a range of variation in the output and composition of oils has been observed in different forms of Rosemary, Cummin, Fennel, *Trachyspermum* and other cultures; in the output of pyrethrin in different forms of the Dalmatian Camomile; in that of atropine in Belladonna etc.

Very interesting data were obtained with regard to the variability of the sugar content in fruits and of fat in the kernel of the stones of different kinds of peaches, the moderately forward sorts turning out to be richest in sugar and the early varieties exhibiting the least sugar content. With regard to the fat content the early kinds proved to be the poorest ones. The study was also extended to various sorts of apricots, plums, figs, olives, bitter and sweet almonds and invariably a great variability was encountered. A comparison between the chemical differences and the morphological characters likewise did not expose any linear correlations.

When individual chemical differences are studied in plants vegetatively reproduced, it becomes apparent that here also there is a considerable range of variability, although the average clone samples yield constant values.

In connection with this the behaviour of perennial plants in proportion to their ageing was studied on Lavender klones. It appeared, that young plants give a low yield of oil and present a small ester index. On the 2-nd and 3-d year of culture, when the plants attain full development, the oil output and the ester index are considerably increased. At the age of 6—7 years (under definite agrotechnical conditions) when the plants become senescent a considerable fall in yield of oil and ester content is observed again.

On the basis of former studies, where a regularity has been recognised in the chemical variability of essential oils in different species within one genus, we came to the conclusion, that, when species are crossed containing definite substances in their oil and when a splitting of the obtained hybrids takes place, there must appear substances not existing in the parents, i. e. chemical new formation. On the basis of theoretical considerations this was to be expected in far related cross-breedings as well as in experimentally obtained mutations.

These considerations are supported by the fact that in the splitting of a *Pelargonium radula* of hybrid origin. One form was split off among others, the oil of which consisted almost entirely of decylic acid — a substance, that had not been discovered hitherto either in the parental forms or in other representatives of the genus *Pelargonium*. We further studied the posterity of the hybrids due to the cross of *Ocimum canum*, containing camphor with *Ocimum gratissimum*, containing eugenol. Here forms were detected in F_2 as well as in F_3 containing citral — a substance which has not been discovered in the parents (the crossing of these species was made by P. A. Nesterenko). According to the theoretical suppositions the appearance of chemical new formations after cross-breeding could be expected also in F_1. Such a case was obtained by the crossing of Basil № 49, containing linaluol, with the Camphor Basil, bred by P. A. Nesterenko. Here borneol was discovered in F_1.

At the splitting of hybrids such forms also arise as do not contain oil, or contain it in very small amount.

In the study of domination in F_1 it was seen that if the parents con-

tain substances though different but interrelated in such a way, that the one (the simpler one) may serve as a constituent for the formation of the other more complex one, then in F_1 obtained by crossing, the more complicated substance will always dominate. This rule is confirmed by a number of facts that we had the opportunity of observing. The data obtained enable us to approach the working out of methods for the control of biosynthesis in plants.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. И. ОПАРИН

ФЕРМЕНТНАЯ СИСТЕМА КАК ОСНОВА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У РАСТЕНИЙ

В живой клетке каждый фермент находится в двух различных состояниях: гидролизующем и синтезирующем, при этом можно экспериментально доказать возможность перехода одного состояния в другое. Гидролизующая часть фермента находится в растворенном, а синтезирующая — в адсорбированном на клеточных структурах состоянии. Ряд физиологических признаков различных растений теснейшим образом связан с этим соотношением синтезирующего и гидролизующего действия ферментов, которое можно обнаружить в живых клетках этих растений. Указанное соотношение ферментативного действия прежде всего определяется видом и сортом данного растения, но оно в известных пределах может смещаться под влиянием внешних воздействий.

Одной из основных задач биологии является вскрытие, осознание той внутренней физико-химической организации протопласта, которая определяет собою и химический состав организмов, и их физиологические особенности, и даже их морфологические признаки. Разрешение этой задачи осуществляется различными методами, но биохимические исследования должны играть здесь исключительную, выдающуюся роль.

В настоящее время мы не можем мыслить указанную физико-химическую организацию протопласта только как некоторую структуру, только как определенную взаимную ориентацию молекул и молекулярных комплексов в пространстве. Не меньшее, если не большее, значение имеет организация протопласта во времени — определенная взаимосвязь, определенная координация биохимических процессов, лежащих в основе всех жизненных явлений. В основе ассимиляции, брожения, дыхания и т. д. всегда лежит более или менее длинная цепь химических изменений вещества и связанных с этими изменениями превращений энергии. Отдельные элементарные реакции, составляющие звенья указанной цепи, определенным образом координированы между собой во времени: одна реакция сменяет другую в строгой последовательности, и всякое нарушение этой последовательности ведет к коренному изменению всей равнодействующей процесса, а следовательно, и к изменению внутренней физико-химической организации протопласта, в частности и его состава и структуры.

Указанная последовательность, взаимосвязь отдельных химических реакций определяется их кинетикой, в первую очередь соотношением скоро-

стей этих реакций. Но, как известно, большинство реакций, протекающих в живой клетке, катализируется находящимися в ней ферментами. Поэтому скорость биохимических реакций может изменяться в чрезвычайно широких пределах в зависимости от активности находящихся в исследуемом объекте ферментов. Изменение этой активности неизбежно должно повлечь за собою изменение скорости катализируемой данным ферментом реакции, а следовательно, и изменение взаимосвязи, существующей между этой реакцией и остальными происходящими в живой клетке химическими процессами.

Из сказанного ясно, какую громадную роль играют ферменты во внутренней физико-химической организации протопласта. Это положение было осознано уже сравнительно давно, и за последнее время мы находим в литературе целый ряд попыток охарактеризовать те или иные группы растений или животных с точки зрения их ферментного состава и активности их ферментов. Укажем здесь, в частности, на работы Г. Эйлера ([5]) и С. Елизаровой ([4]) по каталазной характеристике отдельных сортов ячменей, А. Опарина ([34]), Н. Иванова ([10]) и К. Мирбека (K. Myrbäck) ([27]) по ферментативной характеристике пшеницы и других зерновых растений, работы Б. Рубина ([38]) по овощным культурам и др. Теоретически эти попытки являются вполне обоснованными, но при своем практическом осуществлении они наталкиваются на ряд весьма существенных затруднений. Прежде всего было замечено, что активность ферментов, определяемая обычно в болтушках или вытяжках из растительных тканей, не является постоянной для данного сорта растений или даже для данной «чистой линии». В зависимости от года (А. Опарин) и места (Н. Иванов) урожая, в зависимости от агрономического фона и других условий произрастания активность ферментов варьирует иной раз в очень широких пределах. Это, конечно, весьма затрудняет ферментативную характеристику данного сорта или «чистой линии». Но даже и в тех случаях, когда удается установить определенную ферментативную характеристику сорта, она носит чисто формальный характер. В большинстве случаев не удавалось установить какой-либо хорошо обоснованной причинной связи между ферментативной активностью, свойственной данному сорту, и его теми или иными физиологическими или морфологическими особенностями.

Указанное положение не является случайным. В настоящее время приходится констатировать известный разрыв между физиологией и энзимологией. Лишь весьма ограниченный круг физиологических явлений может быть хорошо объяснен с точки зрения действия ферментов. Сюда нужно отнести, например, процессы пищеварения, совершающиеся в желудочно-кишечном тракте животных, или процессы гидролиза белков, крахмала и других запасных веществ в прорастающем семени. Ферментативный характер этих явлений может быть легко доказан, и на этой основе даже самые процессы могут быть легко воспроизведены в искусственных условиях. Но для биохимической характеристики сортов особенно важными являются не столько процессы распада, сколько процессы новообразования — синтез, и эти явления до сих пор не получали непосредственного с точки зрения действия

ферментов объяснения. Правда, еще со времени Вант-Гоффа (Vant-Hoff) и опытов К. Хилла (C. Hill) считалось, что различные сложные органические вещества и, в частности, различные запасные вещества — белки, жиры, сахароза, крахмал и т. д., образуются в живых организмах в результате синтезирующего действия ферментов. Однако более детальная разработка этого положения сталкивалась с целым рядом затруднений. В частности, непосредственное определение соответствующей гидролазы в тех животных или растительных тканях и органах, в которых запасные вещества откладываются в особенно значительных количествах, показало, что как раз здесь указанные ферменты или совершенно не обнаруживаются, или проявляют лишь весьма незначительное гидролизующее действие. В качестве примера можно указать на клубни картофеля, в которых в период крахмалообразования, осенью, обнаруживается едва заметное количество амилазы. Только после хранения клубней при их прорастании гидролизующее действие амилазы делается здесь вполне ощутимым.

То же самое можно сказать и в отношении корней сахарной свеклы, в которых в качестве запасного вещества откладываются громадные количества сахарозы. Эти корни многократно исследовались на содержание в них инвертазы, но длительное время не удавалось обнаружить здесь даже следов этого фермента. Так, Робертсон, Ирвин и Добсон (Robertson, Irvine a. Dobson) ([41]) не нашли инвертазы в свекловичном корне. В. Руланд (W. Ruhland) ([42]) считал, что только при повреждении корня в нем появляется инвертаза. Позднее Х. Колен (H. Colin) ([14]), исследовав листовую пластинку, черешок, стебель и корень сахарной свеклы на содержание в них инвертазы, обнаружил присутствие этого фермента во всех частях растения, за исключением корня. Лишь в 1928 г. А. Опарину и Н. Дьячкову ([32]) удалось обнаружить гидролизующее действие инвертазы в суспензиях, приготовленных путем растирания ткани свекловичного корня. Однако и в этом случае активность фермента была незначительной и проявлялась главным образом в головке и периферийной части корня.

Указанное противоречие стремились объяснить при помощи ряда предположений. Чаще всего в литературе высказывался взгляд, что в клубнях картофеля, корнях сахарной свеклы и т. д. не происходит собственно синтеза запасных веществ, а эти органы являются лишь вместилищами, магазинами, где откладываются готовые углеводы, поступающие из других частей растения. Так, согласно этим взглядам, сахароза не образуется в свекловичном корне, а в готовом виде притекает сюда из листьев. Но такого рода предположение чрезвычайно трудно распространить на картофельные клубни и другие вместилища крахмала ввиду нерастворимости этого углевода. Точно так же имеется ряд фактов, которые заставляют сомневаться в том, что сахароза в готовом виде притекает в свекловичный корень.

Другая точка зрения, стремящаяся объяснить указанное выше противоречие, сводится к тому взгляду, что существует две различных категории ферментов: гидролизующие и синтезирующие ферменты. В частности, этот взгляд разделяется рядом физиологов, как, например, Лундегордом (H. Lundegordh) ([21]), В. Ильиным ([12]), Молишем (H. Molisch) ([25]), Шредером

(H. Schroeder) ([45]) и др. Но эта точка зрения противоречит общепринятым представлениям об обратимости действия катализаторов и ряду опытов по синтезирующему действию гидролитических ферментов in vitro [C. Hill ([7]), H. Pringsheim ([36]), E. Bourquelot ([2]), Д. Михлин ([24]), А. Опарин и А. Курсанов ([33]) и др.].

Мне кажется, что причина разрыва, который существует между физиологией и энзимологией, связана с общепринятым сейчас направлением в изучении ферментов. Все здание науки о ферментах, все наше знакомство с этими биологическими катализаторами базируются на изучении автолитических смесей, вытяжек из тканей и органов и растворов более или менее очищенных ферментативных препаратов. Это направление имело и продолжает иметь громадное значение для понимания природы ферментативного действия и изучения химической природы ферментов. Оно в значительной степени объяснило нам физико-химическую сторону биологического катализа. Без этого мы не могли бы сделать и шага вперед в направлении изучения ферментативных процессов. Но вместе с тем одно только изучение ферментативных препаратов и их водных растворов еще не может объяснить нам действия ферментов в живой клетке. Дело в том, что в водных вытяжках ферменты находятся в гомогенном (точнее, в микрогетерогенном) растворе, тогда как в живой клетке они действуют в макрогетерогенных условиях. Они присутствуют здесь не только в растворенном, но и в адсорбированном на поверхности различных структур протопласта виде. В зависимости от этого ферментативные процессы могут коренным образом изменять свой характер и направление, и в этом состоит одно из чрезвычайно важных значений протоплазменной структуры (пространственного расположения молекулярных комплексов) в общей организации клетки. Выше мы отмечали, что скорость и направление биохимических процессов влияют на состав и структуру живого вещества. Здесь нужно подчеркнуть, что и эта структура в свою очередь влияет на скорость и направление биохимических процессов. Именно то обстоятельство, что указанное положение недоучитывается при изучении ферментативных процессов, и создает разрыв между энзимологией и физиологией.

В 1934 г. на примере амилазы мною ([31]) было показано, что обычно применяющийся для определения ферментов в различного рода органах и тканях метод, сводящийся к установлению гидролитической активности данного фермента в растертой ткани, не отражает собою естественного положения вещей в живой клетке, так как только часть заключенного в ней фермента находится в свободном состоянии и переходит в раствор. Лишь эта часть и проявляет гидролизующее действие. Наряду с этим в клетке всегда присутствует больший или меньший запас связанного (адсорбированного на клеточной структуре) фермента. Эта часть является не активной в гидролитическом отношении. При помощи ряда воздействий (автолиза, создания водного дефицита, воздействия электролитов, наркотиков и других поверхностно-активных веществ и т. д.) ее можно перевести в раствор (элюировать), и тогда ее гидролизующее действие обнаруживается в полной мере.

Но внимательное рассмотрение опытов ряда исследователей [Г. Молиша (H. Molisch) ([25]), Д. Толленаара (Д. Tollenaar) ([46]), В. Ильина ([13]) и др.], изучавших действие амилазы в живых клетках листьев различных растений, показывает, что при отмеченных выше внешних воздействиях, например при завяливании листьев, происходит не только усиление гидролитической активности амилазы, но параллельно с этим понижается способность листьев синтезировать крахмал из глюкозы. Таким образом здесь имеет место не простое активирование фермента, происходящее при переходе его в раствор, а изменение направленности ферментативного действия.

В связи с изложенным мною ([29]) было высказано предположение, что в живых клетках находятся не два различных фермента (синтезирующий и гидролизующий), а один и тот же фермент присутствует здесь в двух различных состояниях: свободном (растворенном) и связанном (адсорбированном на клеточных структурах). Фермент, находящийся в растворе, проявляет гидролизующее действие, а связанный фермент осуществляет синтез. Под влиянием определенных внешних воздействий фермент может из одного состояния переходить в другое, при этом происходит одновременное усиление ферментативного синтеза и ослабление гидролиза или, наоборот, усиление гидролиза и ослабление синтеза, т. е. изменяется направленность ферментативного действия.

Исследования, произведенные в течение последних 3 лет в моей лаборатории, в значительной степени подтвердили указанное предположение. Все эти исследования в основном были проведены с инвертазой листьев и других растительных объектов. При этом активность инвертазы определялась в живых клетках по методу вакуум-инфильтрации. Как известно, этот метод впервые был описан Бьоркстеном (Björksten) ([1]) и затем успешно использован К. Мотесом (K. Mothes) ([26]) для изучения превращения белковых веществ в зеленых листьях. А. Курсанов ([16]) разработал метод вакуум-инфильтрации применительно к определению инвертазы. Для этого в межклетники листьев (или других растительных объектов) инфильтрировались растворы сахарозы или инвертного сахара, затем вода из межклетников быстро удалялась путем высушивания листьев в струе теплого воздуха до первоначального веса. Полученный таким образом материал оставлялся лежать во влажном эксикаторе на некоторое время, в течение которого и осуществлялось ферментативное действие. После этого листья фиксировались нагреванием и подвергались анализу на углеводы. Введение сахарозы или инверта в живые листья смещало установившееся в живой клетке равновесие между этими сахарами и позволяло раздельно обнаружить синтетическую или гидролитическую активность инвертазы клеток. При этом не только можно наблюдать, как в этих условиях действует инвертаза в синтезирующем направлении и как она действует в гидролизующем направлении, но и количественно определять скорость синтеза и скорость гидролиза, а следовательно, и сравнивать между собою синтетическую и гидролитическую активность инвертазы.

В результате указанных определений прежде всего удалось показать, что у разных растений синтетическая и гидролитическая активность фер-

мента весьма различны. При этом в одних видах растений мы находили значительное преобладание синтезирующего действия инвертазы над гидролизующим, тогда как в других видах имело место обратное соотношение. Это может быть проиллюстрировано табл. 1, заимствованной нами из работы А. Курсанова ([16]).

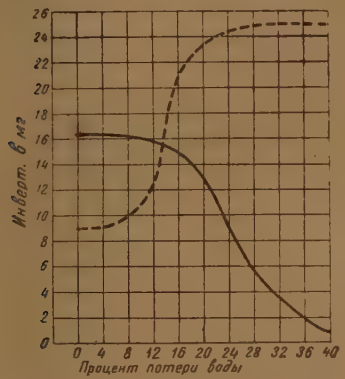
Таблица 1

Синтетическая и гидролитическая активность инвертазы в живых листьях некоторых растений (в мг инвертного сахара в 1 час на 1 г сухого вещества)

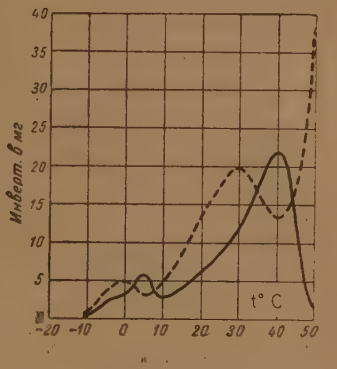
№ опыта	Название растений	Активность инвертазы		Соотношение синтез / гидролиз
		Синтез	Гидролиз	
1	Цикорий (*Cychorium intybus*)	9.7	3.7	2.62
2	Примула (*Primula* sp.)	6.1	3.4	1.79
3	Чай, молодые листья (*Camellia thea*)	16.1	9 0	1 79
4	Сахарная свекла 2-го года (*Beta vulgaris*)	12.6	8.4	1.50
5	Банан (*Musa japonica*)	23.3	16.1	1.44
6	Гиацинт (*Hyacinthus* sp.)	3.5	4.2	0.83
7	Гречиха, 20-дневные проростки (*Fagopyrum esculentum*)	3.1	4.3	0.72
8	Традесканция (*Tradescantia* sp.)	2.8	5.3	0.53
9	Пшеница. 20-дневные проростки (*Triticum vulgare*)	17.2	33.8	0.51
10	Цикламен (*Cyclamen persicum*)	5.8	15.2	0.38
11	Эвкалипт (*Eucalyptus globulus*)	3.6	10.6	0.34
12	Кринум (*Crinum* sp.)	1.6	13.5	0.12

В таблице даны синтетическая и гидролитическая активность инвертазы и их отношение в листьях различных растений. Таким образом в зависимости от видовых различий, т. е. в зависимости от различной внутренней организации протопласта, у нас большее или меньшее количество фермента действует в направлении синтеза или в направлении гидролиза. Но при помощи определенных внешних воздействий это характерное для данного вида отношение между синтетической и гидролитической активностью фермента

может быть существенно изменено, сдвинуто. При этом весьма отчетливо проявляется следующее обстоятельство: если при данном воздействии усиливается гидролиз, то вместе с тем соответственно ослабляется синтез и, наоборот, при усилении синтеза гидролитическое действие падает. Это явление может быть объяснено только взаимным переходом одного ферментного состояния в другое. В качестве примера здесь можно привести явление, наблюдаемое при завяливании листьев растений. В листьях по мере возрастания водного дефицита происходит постепенное нарастание гидролитической активности инвертазы, в то время как ее синтезирующая способность соответственно падает. Это можно видеть на фиг. 1, где изображены кривые,



Фиг. 1. Влияние водного дефицита на синтезирующее и гидролизующее действие инвертазы чайных листьев (в мг инвертного сахара в 1 час на 1 г сухого вещества). Сплошная линия—синтез, пунктирная — гидролиз



Фиг. 2. Влияние температуры на синтезирующее и гидролизующее действие инвертазы проростков ржи (в мг инвертного сахара в 1 час на 1 г сухого вещества). Сплошная линия—синтез, пунктирная — гидролиз

полученные А. Курсановым ([15]) для инвертазы чайного листа при его завяливании.

Здесь обращает на себя внимание то обстоятельство, что изображенные на фиг. 1 кривая нарастания гидролизующей активности и кривая падения синтезирующей активности инвертазы до известной степени как бы являются зеркальным изображением одна другой.

Аналогичное явление наблюдалось и при различного рода температурных воздействиях. Это можно видеть из приводимых на фиг. 2 кривых, полученных А. Курсановым [1]. Эти кривые изображают гидролитическую и синтетическую активность инвертазы в 25-дневных проростках ржи при различных температурах от $-10°$ до $+50°$.

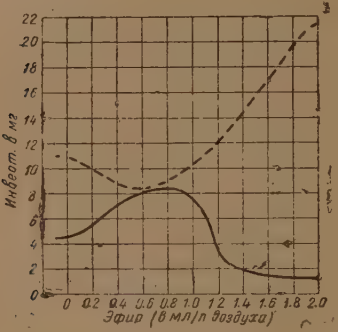
Рассмотрение кривых, изображенных на фиг. 2, показывает, что имеются два ясно выраженных максимума синтезирующего действия инвертазы, лежащие при температурах около 5° и около 40°. Соответственно этому в указанных точках мы наблюдаем депрессию гидролитического действия.

[1] Кривые воспроизводятся впервые с любезного разрешения автора.

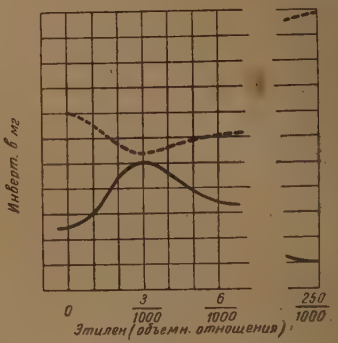
Напротив, при повышении температуры выше 40° происходит катастрофическое падение синтеза и соответствующее резкое усиление гидролиза, что связано с происходящими при этих температурах разрушением клеточных структур и переходом фермента в раствор.

Далее А. Курсанову удалось взаимно сдвигать гидролитическую и синтетическую активность инвертазы при воздействии на листья наркотиков. Ниже мы приводим фиг. 3 и 4, характеризующие изменение активности инвертазы в листьях цикламен при воздействии на них различных доз серного эфира и этилена [1].

Из приведенных кривых ясно виден взаимный переход одного состояния фермента в другое. При малых дозах наркотика синтетическая активность



Фиг. 3. Влияние серного эфира на синтезирующее и гидролизующее действие инвертазы в листьях цикламен (в мг инвертного сахара в 1 час на 1 г сухого вещества). Сплошная линия — синтез, пунктирная — гидролиз



Фиг. 4. Влияние этилена на синтезирующее и гидролизующее действие инвертазы в листьях цикламен (в мг инвертного сахара в 1 час на 1 г сухого вещества). Сплошная линия — синтез, пунктирная — гидролиз

инвертазы несколько повышается, а гидролитическая падает, но при увеличении доз происходит резкое падение синтеза и соответствующее нарастание гидролитической активности. Это нарастание гидролиза при воздействии поверхностно-активных веществ уже сравнительно давно отмечал Ф. Дени (F. Denny) ([3]) в клубнях картофеля. Позднее Н. Иванов ([11]) установил значительное повышение гидролитической активности инвертазы при воздействии на различные плоды этилена. При этом он констатировал, что этилен ни в коей мере не активирует инвертазы, находящейся в растворе в отжатом соке. В одной из своих работ я ([30]) отмечал, что результаты, полученные Ф. Дени и Н. Ивановым, могут быть объяснены только тем, что применявшиеся ими поверхностно-активные вещества освобождали связанные на клеточной структуре ферменты, переводили их в раствор и, таким образом, делали их гидролитически активными. Из данных А. Курсанова видно, что при этом переходе соответственно теряется способность инвертазы действовать в направлении синтеза.

[1] Кривые воспроизводятся впервые с любезного разрешения автора.

Однако можно добиться и обратного перехода фермента в состояние, при котором он вместо гидролизующего будет проявлять синтезирующее действие. Так, например, водный раствор препарата дрожжевой инвертазы проявляет себя, как типичный гидролитический фермент: он разлагает тростниковый сахар почти нацело. Но, как показал А. Курсанов ([17]), если инфильтрировать этот раствор в живые листья растения, он, придя в соприкосновение с клеточной структурой, частично теряет свою гидролитическую активность и в соответствии с этим приобретает способность к синтезу тростникового сахара. При этом, если вводить в лист сравнительно небольшое количество дрожжевой инвертазы, то соотношение синтезирующего и гидролизующего действия для данного фермента установится то же самое, какое существует во взятом для опыта листе для собственной инвертазы. В этом случае инфильтрация дрожжевой инвертазы лишь существенно изменяет скорость, с которой происходит синтез сахарозы при инфильтрировании в лист инверта или, наоборот, скорость гидролиза вводимой в лист сахарозы. Но то равновесие, которое в конечном итоге устанавливается в листе между сахарозой и инвертом, не изменяется от введения в лист дрожжевой инвертазы. Иначе обстоит дело, если в лист инфильтрировать все большее и большее количество дрожжевой инвертазы. При этом соотношение между обоими направлениями ферментативного действия введенной инвертазы начинает изменяться. Все меньший и меньший процент дрожжевой инвертазы переходит в синтезирующее состояние. И дальнейшее обогащение листьев этим ферментом влечет за собою лишь усиление гидролитического действия. Такая зависимость объясняется тем, что инвертаза в клетках распределяется в определенных пропорциях: определенный процент ее находится в растворе и проявляет гидролизующее действие, тогда как остальная часть связана на клеточных структурах и действует в направлении синтеза. Дополнительное введение в клетку препарата дрожжевой инвертазы приводит к распределению и этого фермента в тех же отношениях, вследствие чего пропорционально усиливаются оба направления ферментативного действия. Однако количество точек, на которых может адсорбироваться инвертаза, в клетках ограничено, вследствие чего дальнейшее обогащение листьев инвертазой приводит к одностороннему накоплению фермента в растворе и, следовательно, к одностороннему усилению гидролизующего действия.

Позднее эти работы были подтверждены и дополнительными работами Б. Рубина, который инфильтрировал дрожжевую инвертазу в листья различных сортов капусты, в частности сорта № 1 и сорта «Амагер». В листьях капусты сорта № 1 собственная инвертаза проявляет исключительно только гидролизующее действие. Синтеза сахарозы здесь не происходит. Напротив, у «Амагер» собственная инвертаза листьев действует как в том, так и в другом направлении, проявляет как гидролиз, так и синтез. Какие бы количества дрожжевой инвертазы ни инфильтрировались в листья капусты № 1, здесь никогда не удавалось наблюдать синтезирующего действия этого фермента. При инфильтрации же в листья «Амагер», как и в опытах А. Курсанова, инвертаза приобретала способность синтезировать тростниковый сахар. Следовательно, для того чтобы инфильтрированная дрожжевая инвертаза приобрела способность к синтезу, необходимо наличие в клетке опреде-

ленных протоплазменных структур, которые могут на себе адсорбировать введенный фермент. В клетках листьев капусты № 1 это условие, повидимому, отсутствует, и поэтому ни собственная инвертаза, ни фермент, введенный извне, не приобретают здесь синтезирующего действия.

Конечно, не нужно упрощенно представлять себе дело так, что при любой адсорбции фермента на любых структурах или осадках обязательно должно возникать синтезирующее действие ферментов. Напротив, мы ([35]) в своих опытах in vitro неоднократно наблюдали, что при адсорбции ферментов (в частности, амилазы и инвертазы) белковыми осадками происходит ослабление их гидролизующего действия или даже полное инактивирование фермента в указанном отношении и вместе с тем никакого синтеза при этом не возникает. То же самое наблюдается и в растертых растительных тканях, где связанный фермент не проявляет синтезирующего действия и может быть обнаружен только после элюции и переведения в раствор, но здесь он, конечно, действует уже только в гидролитическом направлении. Таким образом наряду с взаимным переходом фермента из одного состояния в другое может иметь место и его полное инактивирование. Поэтому и в живой клетке мы не всегда наблюдаем точные количественные совпадения при переходе одного состояния в другое (синтезирующего в гидролизующее, и обратно). Очевидно, для проявления интенсивного синтезирующего действия ферментов, имеющего место в живой клетке, кроме адсорбции ферментов на клеточных структурах, требуются и еще какие-то пока нам не известные условия. Однако и вне живой клетки в наших опытах с ферментативным синтезом in vitro значение адсорбции ферментов на белковых осадках проявлялось в достаточной степени отчетливо. При воздействии дрожжевых автолизатов на раствор инверта в присутствии собственных или специально для этого прибавленных белков происходил синтез тростникового сахара. После же того как белки, вследствие действия протеолитических ферментов (собственных или специально добавленных), разлагались и растворялись, синтезирующее действие инвертазы исчезало, и даже та сахароза, которая успела синтезироваться вначале, полностью гидролизовалась до инверта [см. по этому поводу сводную статью А. Курсанова ([18])]. Аналогичные явления наблюдались Д. Михлиным ([23]) в его работе по ферментативному синтезу молочного сахара.

Наряду с изложенным здесь нужно подчеркнуть то весьма существенное обстоятельство, что целый ряд цитологических наблюдений показывает, что синтез в живой клетке всегда связан со структурными элементами протоплазмы, тогда как гидролиз происходит после растворения этих структурных элементов или вообще после перехода фермента в раствор. В качестве примера можно указать на исследования ряда цитологов [Г. Левитский ([20]), A. Guillermond ([6]), E. Mac Bridl ([22]) и др.], которые, независимо от специальных энзимологических работ, пришли на основании прямых своих наблюдений к убеждению, что синтетические процессы не рассеяны в клетках диффузно, а сосредоточены на поверхности специальных образований — митохондрий, пластид или хондриосом. E. Хорнинг (E. Horning) ([8]) дает описание синтетических процессов, которые он наблюдал у *protozoa Opaline*. При этом он установил, что синтез пластических продуктов из воспринимаемого

Opaline раствора питательных веществ всегда происходит на поверхности митохондрий, которые в этот период в значительном количестве сосредоточиваются в поверхностных слоях протоплазмы. Напротив, при гидролизе крахмала в прорастающих семенах злаков (9) и при переваривании твердой пищи у инфузорий *Heterotricha* тот же автор констатировал, что указанные процессы начинаются только тогда, когда митохондрии, находящиеся по соседству с крахмальным зерном или пищевой вакуолью, заметно растворяются.

С точки зрения характеристики биохимических процессов, протекающих в живой клетке, и соответствующего обоснования физиологических свойств различных растений весьма важным является вопрос, какая доля заключенного в данной живой клетке фермента находится в ней в связанном состоянии и какая часть присутствует здесь в свободном растворенном виде, так как соотношение синтезирующего и гидролизующего действия фермента определяет собою общую направленность ферментативного процесса в данной живой клетке. Выше мы уже видели, что распределение общего количества фермента на синтезирующую и гидролизующую часть определяется прежде всего внутренним строением, организацией протопласта данной клетки, наличием в этом протопласте определенной структуры, в большей или меньшей степени адсорбирующей инвертазу или иной аналогичный фермент. Б. Рубин (37) на примере лука, капусты, свеклы, арбуза и т. д. показал, что не только отдельные виды, но даже и отдельные сорта культурных растений отличаются между собой определенным характерным для них отношением синтетической и гидролитической активности инвертазы. Это отношение определяет собою ряд свойственных данному сорту физиологических признаков.

Так как мы в основном разработали излагаемый вопрос на примере инвертазы, то, конечно, в первую очередь было обращено внимание на ту связь, которая существует между направленностью действия этого фермента, способностью к сахаронакоплению данного сорта растений. Ясно, что отношение синтезирующего и гидролизующего состояния инвертазы должно определять собою судьбу поступающих в клетку сахаров и то равновесие между сахарозой и монозами, которое устанавливается в данной клетке в естественных условиях. Если в данной клетке преобладающим направлением инвертазы является синтез, то поступающие в клетку сахара быстро переводятся в сахарозу и в виде этого запасного углевода откладываются в клетке. Напротив, при преобладании гидролиза сахарозы образуется лишь небольшой процент, и моносахара, поступающие в клетку, или откладываются здесь как таковые, или используются в качестве строительного материала для дальнейшего роста клеток и разрастания ткани.

Правильность изложенных положений была подтверждена исследованиями Б. Рубина (39) над рядом сортов различных культурных растений. Особенно отчетливо это было показано им на примере различных сортов лука. В луковицах тех сортов, где синтезирующее направление инвертазы преобладало над гидролизующим, содержится значительно больше сахарозы, чем моноз. Напротив, в ряде сортов (Каба, мадерский, цитаусский) ферментативный гидролиз преобладает над синтезом. В луковицах этих сортов преимуще-

ственно накапливаются моносы. При этом нужно отметить, что первая группа сортов вообще значительно более богата суммой сахаров, чем вторая.

Исходя из всего сказанного, можно было предположить, что и в корне сахарной свеклы, в том органе, где накапливается исключительно большое количество сахарозы, главная масса инвертазы должна находиться в связанном, приспособленном для синтеза состоянии. Мы не находили здесь инвертазы только потому, что стремились обнаружить лишь ее гидролитическую активность, которая в свекловичном корне сведена к минимуму. Для проверки этого предположения я совместно с Н. Дьячковым произвел в корнях сахарной свеклы определение синтетической и гидролитической активности инвертазы по методу инфильтрации. Уже Б. Рубиным ([40]) была показана возможность инфильтрации растворов сахаров в свекловичный корень. Мы в нашей работе в основном придерживались методики, разработанной А. Курсановым, только применительно к нашему объекту мы брали более концентрированные растворы сахаров. Смесь глюкозы и фруктозы инфильтрировалась в виде 0.5 mol. или даже 0.6 mol. раствора, сахароза в виде 0.4 mol. раствора; в некоторых случаях, чтобы наиболее сильно сдвинуть существующее в клетках равновесие, мы применяли даже 0.8 mol. раствор сахарозы. Для инфильтрации корни сахарной свеклы разрезались в поперечном направлении на ряд кусков толщиной в 5 мм. В большинстве случаев для опытов брались куски из средней по длине корня части. Из полученных таким образом круглых ломтиков свеклы удалялась периферийная часть и затем оставшиеся ломтики разрезались в радиальном направлении на ряд секторов, из которых и составлялась проба для инфильтрации. Пробы брались весом в 10 г. Они помещались в химические стаканчики и заливались раствором инфильтруемых сахаров. Стаканчики с пробами ставились в вакуум-эксикатор, в котором масляным насосом осуществлялось возможно полное разрежение, при этом из межклетников обильно выделялись пузырьки воздуха. Минут через 15—20 выделение пузырьков воздуха прекращалось, после чего в эксикатор пускался воздух, растворы сахаров проникали в межклетники, и кусочки свеклы приобретали янтарный оттенок. После инфильтрации пробы обтирались фильтровальной бумагой и в токе воздуха высушивались до первоначального веса (10 г). Затем они оставлялись лежать во влажном эксикаторе. Параллельно с инфильтрацией растворов сахаров проводился контрольный опыт, при котором пробы свеклы инфильтрировались водой. Все пробы по истечении указанного срока фиксировались 5-минутным нагреванием и затем тщательно растирались в присутствии небольшого количества мела. Из растертых проб производилось извлечение сахаров методом горячей водной дигестии. Растворы очищались уксусно-кислым свинцом и затем в них осуществлялось определение моноз и сахарозы по методу Бертрана. Путем сравнения с контролем устанавливалось количество синтезировавшейся сахарозы или количество возникших в результате гидролиза моноз. Все данные пересчитывались на выраженное в миллиграммах количество сахаров, возникшее в результате гидролизующего или синтезирующего действия инвертазы в течение 1 часа в пробе свеклы в 10 г. Результаты произведенных анализов сведены в табл. 2. Первая приведенная в таблице проба взята из головки свекловичного корня, все остальные из средней части кор-

ня. Эти пробы брались из корней различного происхождения, причем анализы производились в течение всей зимы и весны 1936/37 г.

Таблица 2

Синтетическая и гидролитическая активность инвертазы в корнях сахарной свеклы

№	Объект исследования	Действие инвертазы в мг сахара на 10 г сырой навески в 1 час		Отношение синтез / гидролиз
		Синтез	Гидролиз	
1	Головка корня	51.2	7.20	7.1
2	Средняя часть корня	133.5	4.25	31.4
3	„ „ „	128.5	5.25	24.5
4	„ „ „	147.7	7.00	21.1
5	„ „ „	148.6	5.25	28.3
6	„ „ „	71.0	2.25	31.5
7	„ „ „	37.0	1.20	30.8

Из рассмотрения приведенных цифр видно, что в средней части корня сахарной свеклы находится весьма значительное количество инвертазы. Но более 95% этого фермента присутствует здесь в связанном синтезирующем состоянии. Именно это и обусловливает высокое сахаронакопление в корне сахарной свеклы. Но вместе с тем именно поэтому же почти не удается обычным методом обнаружить здесь гидролизующего действия инвертазы. В головке гидролизующее действие инвертазы выражено уже более отчетливо, и поэтому инвертаза обнаруживается здесь обычным методом. Различные корни в зависимости от своего состояния и происхождения довольно сильно отличаются друг от друга (как в отношении синтетической, так и гидролитической активности инвертазы). Но отношения между синтезом и гидролизом все время остаются примерно одного и того же порядка: всегда синтезирующее действие инвертазы во много раз превышает гидролиз.

Описанные опыты объясняют, каким образом в свекловичном корне накапливается сахароза при видимом отсутствии в нем соответствующего фермента. Это отсутствие является только кажущимся. Оно объясняется тем, что мы судим о наличии ферментов только по их гидролизующему действию. Но оно, конечно, ни в какой мере не может характеризовать связанную, направленную на синтез часть фермента. Обнаружение гидролизующего действия инвертазы в растертой ткани корня указывает, напротив, на то, что в данном случае процесс синтеза несколько ослаблен, и действие фермента смещено в сторону гидролиза.

С указанной точки зрения делаются понятными результаты анализов различных сортов свеклы, произведенных мною совместно с М. Вороновой еще в 1928 г., но опубликованных лишь недавно ([43]). Анализу подвергались два сорта сахарной свеклы: сорт «Кальник» (сахаристого направления) и сорт «Ertrag» (урожайного направления), один сорт полусахарной свеклы («Zylinder Barres») и один сорт кормовой свеклы («Arnim Kriwenskaja»). Эти сорта были высеяны на опытных участках в следующих районах: Крым, Ташкент, Грузия (Тбилиси), Немерча (около Могилева), Кубань (Гулькевичи), Безенчук (Среднее Поволжье) и Омск (Сибирь). В южных районах (Крым, Ташкент и

Грузия) свекла высевалась на поливных участках. В районах Безенчука и Омска свекла, напротив, сильно страдала от засушливого климата этих мест. В полученных с указанных участков корнях определялись сахароза и монозы, а также гидролизующее действие инвертазы, которое определялось в растертой ткани корня обычным методом. В нижеприводимой табл. 3 сведены полученные результаты, причем количество сахарозы, моноз и сумма сахаров в ней выражены в процентах от сухого веса корня. Инвертаза выражена в мл. 1/10 N перманганата, пошедшего на титрование, по Бертрану, редуцирующих сахаров, образовавшихся в растертой свекловичной ткани в течение 20 час. при 30°. Эти цифры пересчитаны на 1 г сухого веса.

Таблица 3

Результаты определений сахаров и инвертазы в корнях свеклы

Сорт свеклы	Сумма сахаров	Сахароза	Монозы	Сахароза / Монозы	Инвертаза
Крым					
Сахаристая	77.2	75.7	1.5	51.8	2.1
Урожайная	70.2	68.6	1.6	42.6	2.4
Полусахарная	66.3	56.2	10.1	5.5	13.6
Кормовая	68.0	47.8	20.2	2.4	15.6
Ташкент					
Сахаристая	76.2	74.5	1.7	43.9	1.7
Урожайная	—	—	—	—	—
Полусахарная	68.2	50.9	17.3	2.9	7.8
Кормовая	69.9	34.9	31.0	1.1	27.4
Грузия					
Сахаристая	74.9	73.2	1.5	48.8	2.6
Урожайная	72.6	71.1	1.7	42.8	2.7
Немерча					
Сахаристая	73.0	71.7	1.4	52.6	3.9
Урожайная	72.6	70.9	1.7	41.7	4.3
Полусахарная	69.6	54.2	15.4	3.5	7.9
Кормовая	51.4	30.3	21.1	1.43	13.7
Кубань					
Сахаристая	70.8	69.1	1.7	40.7	3.5
Урожайная	69.4	67.7	1.7	39.5	5.4
Полусахарная	55.9	44.2	11.7	3.8	7.5
Кормовая	50.4	33.4	17.0	1.9	9.4
Безенчук					
Сахаристая	63.8	62.6	1.3	47.3	2.8
Урожайная	66.3	64.1	2.2	29.7	3.4
Полусахарная	63.9	56.3	7.7	7.3	4.0
Кормовая	51.4	43.7	7.7	5.7	8.6
Омск					
Сахаристая	65.1	62.6	2.4	25.7	5.1
Урожайная	62.5	58.9	3.6	16.4	6.2
Полусахарная	57.5	52.2	5.3	9.8	7.4
Кормовая	50.3	43.9	6.3	6.9	11.4

Из табл. 3 видно, что для всех районов можно установить вполне определенную обратную зависимость между гидролитической активностью инвертазы и отношением $\frac{\text{сахароза}}{\text{моносы}}$. С увеличением инвертазы в корнях свеклы понижается количество тростникового сахара и возрастает количество моноз. Это зависит от того, что гидролитическая активность до некоторой степени является как бы обратным отображением синтетической активности инвертазы. Картина получилась бы, конечно, полнее, если бы мы могли здесь привести для отдельных сортов и районов цифры синтетической активности, определенные методом вакуум-инфильтрации. В 1928 г. мы еще не располагали этим методом. Однако даже и одностороннее определение только гидролитической активности инвертазы является уже в достаточной степени показательным.

Интересно проследить, как отзывается уровень гидролитической активности инвертазы на процессе сахаронакопления свеклы в поливных и засушливых районах. В сахарной свекле, в особенности в сорте «Кальник», действие инвертазы корня направлено главным образом в сторону синтеза. Поэтому главная часть поступающих в корень сахаров откладывается в нем в виде сахарозы. В условиях южных поливных районов процесс ассимиляции углекислоты происходит весьма бурно. Все время из листьев в корень притекает значительное количество сахаров, которые благодаря синтезирующему действию инвертазы откладываются в корне в виде сахарозы. Это обусловливает исключительно высокий процент суммы сахаров и в особенности сахарозы в корнях сахарной свеклы Крыма, Ташкента и Грузии.

Иначе дело обстоит в отношении полусахарной и кормовой свеклы. Для этих сортов полив резко повышает гидролизующее действие инвертазы (сравни Крым и Ташкент, с одной стороны, и Безенчук и Омск — с другой). Вследствие этого поступающие в корень сахара в значительной своей части не переходят в сахарозу и откладываются в корне в виде моноз. Это, конечно, в первую очередь сильно снижает процентное содержание сахарозы, но, кроме того, отзывается и на общем сахаронакоплении последней. Так, например, в Ташкенте для сорта «Кальник» мы имеем сумму сахаров в 76%, тогда как для кормовой мы имеем всего 66%. Указанное понижение общего сахаронакопления при увеличении гидролизующего действия инвертазы легко может быть объяснено с точки зрения опытов А. Курсанова и М. Казаковой [19]. Эти авторы при искусственном обогащении корня сахарной свеклы вводимыми в него монозами значительно ослабляли энергию фотосинтеза листовых пластинок. Иногда эта энергия снижалась на 60% по сравнению с ассимиляцией контрольных растений.

В условиях засушливых районов гидролитическая активность инвертазы у полусахарной и кормовой свеклы не так уж сильно возрастает по сравнению с сахарными сортами. Здесь в минимуме находится количество притекающих в корень ассимилятов. Но даже при пониженной интенсивности ассимиляции полусахарная и кормовая свекла Безенчука и Омска накапливает в своих клетках больший процент сахарозы, чем это имеет место для указанных сортов, выросших в южных поливных районах.

Из приведенных примеров видно, какое значение имеет направленность

действия инвертазы для способности к сахаронакоплению того или иного сорта. Но разбираемое соотношение синтетической и гидролитической активности фермента определяет собою и другой весьма хозяйственно-важный признак — скороспелость. Б. Рубин [87] показал, что все исследованные им однолетние сорта лука содержат в себе инвертазу, действие которой направлено главным образом в сторону гидролиза. Напротив, в двухлетних сортах ферментативный синтез преобладает над гидролизом. Следовательно, у скороспелых сортов инвертаза действует главным образом в гидролитическом направлении. Благодаря этому большая часть притекающих в луковицу сахаров остается здесь в виде моноз или идет на построение растительных тканей, что ускоряет «созревание» луковицы, но вместе с тем снижает ее общую сахаристость. Аналогичные соотношения были установлены Б. Рубиным и для других овощных культур, в частности для капусты, скороспелые сорта которой № 1, «Копенгаген», «Слава» почти совсем лишены синтезирующего действия инвертазы. Напротив, в позднеспелых сортах («Московская поздняя», «Каширка», «Амагер») синтезирующее действие инвертазы выражено в достаточной степени отчетливо.

Дальнейшим подтверждением изложенного правила явились исследования Н. Сисакяна [48]. Он работал с пшеницей и хлопчатником, повышая скороспелость этих растений при помощи яровизации. Интересно отметить, что при этом параллельно с увеличением скороспелости происходило изменение отношения между синтетической и гидролитической активностью инвертазы.

Итак, некоторые физиологические признаки различных растений (как, например, сахаронакопление, скороспелость) теснейшим образом непосредственно связаны с тем соотношением синтезирующего и гидролизующего действия ферментов, которое можно обнаружить в живых клетках этих растений. Однако внимательное изучение направленности ферментативного действия при различных внешних условиях позволяет установить определенную зависимость и в отношении других весьма хозяйственно-важных свойств. Как мы уже видели, направленность ферментативного действия в первую очередь зависит от определенной организации протопласта, от вида и сорта данного растения. Но наряду с этим соотношение между ферментативным синтезом и гидролизом может до известной степени смещаться под влиянием различных внешних воздействий. В частности, при завядании растений, при возникновении в их листьях водного дефицита происходит изменение направленности ферментативного действия в сторону гидролиза. Если такое смещение приводит только к уменьшению синтеза сахарозы, то это не является еще чрезвычайно опасным, но дело в том, что имеются все основания предполагать, что при завядании в сторону гидролиза смещается не только направленность действия инвертазы, но и ряда других ферментов. Если распад вообще будет преобладать над синтезом, то организм, представляющий собою в конечном итоге динамическую систему, долго существовать не может. Весьма скоро в нем в результате саморазложения произойдет необратимое изменение, разложение структур.

Смещение действия инвертазы в сторону гидролиза является весьма

удобным, легко наблюдаемым индикатором, показывающим, что протоплазменная структура клетки потеряла в результате исследуемого воздействия способность адсорбировать ферменты. Поэтому изучение синтетической и гидролитической активности инвертазы и смещения действия этого фермента под влиянием определенных внешних воздействий может быть использовано для познания устойчивости растений по отношению к указанным воздействиям.

Н. Сисакян ([44]) в своих опытах с различными сортами пшениц выяснил значение инвертазного показателя для установления засухоустойчивости. Он показал, что при искусственно созданном водном дефиците у незасухоустойчивых сортов сравнительно скоро происходит нарушение отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ в сторону резкого усиления гидролизующего действия инвертазы. Напротив, засухоустойчивые сорта при таком же водном дефиците не изменяют указанного отношения, и, для того чтобы у этих сортов сдвинуть ферментативный процесс в сторону гидролиза, нужно гораздо более глубокое завядание листьев.

А. Курсанов определял синтетическую и гидролитическую активность инвертазы в листьях различных растений при разных температурах (от —12° до +50°). При этом он получил изменение активности фермента, характеризующееся кривыми, аналогичными той кривой, которая приведена нами ржи на стр. 1739 (фиг. 2). Однако расположение этих кривых у разных растений не одинаково. В зависимости от морозоустойчивости или жароустойчивости исследуемого растения критические точки характерных для него кривых синтеза и гидролиза могут быть значительно смещены в сторону более высоких или более низких температур. Внимательное изучение этих кривых дает нам возможность более глубоко проникнуть в понимание реакции организма на те или иные температурные воздействия.

Таким образом мы видим, что для изучения физико-химической организации протопласта исследование ферментов является чрезвычайно важным. Оно позволяет нам разобраться в интенсивности и направлении биохимических процессов, совершающихся внутри клеток того или иного организма, оно обосновывает нам ряд физиологических признаков и особенностей сорта. Но указанное исследование ферментов не должно ограничиваться только изучением этих биологических катализаторов в гомогенных растворах, а проводиться и в живой клетке.

Выводы

1. Биохимическая характеристика сорта должна осуществляться не только в направлении изучения веществ, входящих в состав живой клетки, но и главным образом в направлении изучения химических процессов, лежащих в основе жизненных явлений и определяющих собой физиологические особенности данного сорта. Особое внимание должно быть сосредоточено на действии ферментов, так как большинство главнейших биохимических процессов протекает при участии этих катализаторов.

2. Действие ферментов, изучаемое на растворах ферментных препаратов или на экстрактах, получаемых из растительных или животных тка-

ней, далеко не в полной мере отображает собою характер ферментативных превращений, совершающихся в живой клетке. Именно поэтому в ряде случаев существует разрыв между энзимологией и физиологией, и ряд физиологических явлений остается непонятным с энзимологической точки зрения.

3. В ферментных растворах и различного рода тканевых вытяжках при обычных условиях можно обнаружить только гидролитическое действие ряда ферментов. Напротив, в живой клетке мы имеем все данные предполагать, наряду с гидролизом, также и соответствующий синтез различных веществ. Однако ряд наблюдений показывает, что нередко из тех тканей и органов, где синтез определенных веществ идет особенно интенсивно, не удается выделить соответствующих гидролитических ферментов или они обнаруживаются здесь лишь в очень малых количествах. Это обстоятельство побудило некоторых авторов предложить гипотезу о существовании двух видов ферментов — гидролизующих и синтезирующих.

4. Согласно нашим исследованиям над амилазой и другими гидролитическими ферментами, в живой клетке значительная часть ферментов находится в адсорбированном состоянии; при этом она не активна в отношении гидролиза и может выявить свое гидролитическое действие только при переведении ее тем или иным путем в раствор. Напротив, растворенный фермент обнаруживает лишь гидролитическое действие, тогда как находящиеся на определенных естественных или искусственных структурах ферменты могут действовать синтезирующим образом.

5. На основании этого мы считаем, что в живой клетке находятся не две различных категории ферментов, а лишь два различных состояния одного и того же фермента. При этом можно экспериментально доказать возможность перехода одного состояния в другое, так, например, заставить такой типичный гидролитический фермент, как дрожжевая инвертаза, действовать синтезирующим образом.

6. С точки зрения характеристики биохимических процессов, протекающих в живой клетке, и соответствующего обоснования физиологических свойств различных растений является важным не только определение общего количества данного фермента, содержащегося в живой клетке, но и соотношения тех состояний, в которых фермент находится, так как от этого зависит направленность ферментативного действия.

7. Как показали произведенные в нашей лаборатории исследования, ряд физиологических признаков различных растений теснейшим образом связан с тем соотношением гидролизующего и синтезирующего действия ферментов, которое можно обнаружить в живых клетках этих растений.

8. Указанное соотношение ферментативного действия прежде всего определяется видом и сортом данного растения, но оно в известных пределах может смещаться под влиянием внешних воздействий. Такого рода смещение удавалось получить и экспериментальным путем. Весьма важно отметить, что при этом соответствующим образом изменялись и физиологические особенности данного растения.

9. Наши исследования над инвертазой показали, что направленность

действия этого фермента прежде всего определяет собой соотношение между монозами и сахарозой. Наряду с этим преобладание синтезирующего действия инвертазы связано с повышенной способностью данного сорта к сахаронакоплению.

10. На примере ряда растений удалось установить, что сорта с ярко выраженным гидролизующим действием инвертазы в то же время являются и более скороспелыми сортами. У растений, подвергшихся яровизации, соотношение между гидролизующим и синтезирующим действием инвертазы смещено в сторону гидролиза.

11. Значительная потеря воды листьями различных растений связана со смещением соотношения между гидролизующим и синтезирующим действием инвертазы в сторону гидролиза. Более засухоустойчивые сорта сохраняют синтезирующее действие инвертазы и при довольно значительном водном дефиците; напротив, незасухоустойчивые сорта смещают указанное выше соотношение уже при сравнительно небольшой потере воды.

Институт биохимии.
Академия Наук СССР.

Поступило
15. VI. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Björksten, Bioch. ZS., 225, I, 1930; Planta, 2, 75, 1930.
[2] Bourquelot E., C. R., 154, 1375, 1707; 155, 86, 319, 437, 523, 731, 854, 1552, 1912; 157, 732, 1913.
[3] Denny F., J. Soc. Chem. Ind., 47, 239, 1928; Amer. J. Bot., 16, 326, 1929; 17, 483, 1930.
[4] Елизарова С., «Известия АН», Серия биологич. № 6, 1937.
[5] Euler H., Hereditas, 13, 1929.
[6] Guillermond A., C. R. Soc. Biol., 85, 466, 1921.
[7] Hill C., J. Chem. Soc., 73, 634, 1898.
[8] Horning E., Erg. d. Enzymforsch., II, 336, 1933.
[9] Horning E. and Petrie, Proc. Roy. Soc., (B) 102, 138, 1927.
[10] Иванов Н., «Известия АН», Серия биологич. № 6, 1937.
[11] Иванов Н., Прокошев С. и Габуния М., Труды по прикладной ботанике, 25, вып. I, 1931.
[12] Ильин В., Bioch. ZS., 132, 494, 1922.
[13] Ильин В., Planta, 10, 170, 1930.
[14] Colin H., C. R., 160, 777, 1915.
[15] Курсанов А., Сборник работ «Биохимия чайного производства», 1, 43, 1935.
[16] Курсанов А., Биохимия, 1, 269, 1936.
[17] Курсанов А., Биохимия, 1, 411, 1936.
[18] Курсанов А., Известия Академии наук СССР, Серия биологическая № 4, стр. 669, 1936.
[19] Курсанов А. и Казакова М., Сборник работ биохимического сектора ЦИНС, вып. 12, 1933.
[20] Левитский, Ber. Bot. Ges., 28. 1910.
[21] Lundegordh H., Jahrb. f. wiss. Botan., 53, 421, 1913.
[22] Mac Bridl E., Recent Advances in Microscopy, Philadelphia, 1931.
[23] Михлин Д., Там же, стр. 639, 1936.
[24] Михлин и Фетисов, Bioch. ZS., 1935.
[25] Molisch H., Ber. Bot. Ges., 39, 1921.

[26] Mothes K., Planta, 19, 117, 1933; Ber. Bot. Ges., 51, 31, 1933.
[27] Myrbäck K., Enzymologia, 1, 280, 1936.
[28] Опарин А., Биохимия. II, 135, 1937.
[29] Опарин А., Возникновение жизни на земле, Биомедгиз, 1936.
[30] Опарин А., Успехи химии, 3, 200, 1934.
[31] Опарин А., Erg. d. Enzymforsch., III, 57, 1934.
[32] Опарин А. и Дьячков Н., Труды Центрального института сахарной пром., 1, 5, 1928.
[33] Опарин А. и Курсанов А., Bioch. ZS., 239, I, 1931.
[34] Oparin A. und Pospelowa N., Bioch. Zt., 189, 18, 1927.
[35] Опарин А. и сотрудники, Bioch. ZS., 209, 181, 1929; 256, 190, 1932; 260, 170, 1933; 272, 317, 1934.
[36] Pringscheim H. und Leibowitz J., Ber. Chem. Ges., 57, 1576, 1924.
[37] Рубин Б., Биохимия, 1, 467, 1936.
[38, 39] Рубин Б., «Известия АН», Серия биологич. № 6, 1937.
[40] Рубин Б. и Лутикова О., Биохимия, II, 423, 1937.
[41] Robertson, Irvine and Dobson, Biochem., I, IV, 258, 1909.
[42] Ruhland W., ZS. Ver. dtsch. Zuckerind, 1—19, 1912.
[43] Сисакян Н., Биохимия, II, 263, 1937.
[44] Сисакян Н., «Известия АН», Серия биологич. № 6, 1937.
[45] Schroeder H., Bioch. ZS., 130, 165, 1922.
[46] Tollenaar D., Omzettingen van Koolhydraten in het Blad van Nicot. Tabac. Wageningen, 1925.

A. J. OPARIN. ENZYME SYSTEMS AS THE BASIS OF PHYSIOLOGICAL CHARACTERS IN PLANTS

SUMMARY

1. The biochemical description of varieties should be directed not only to the study of the chemical constituents of the living cell, but chiefly to the study of chemical processes forming the basis of vital phenomena and determining the physiological peculiarities of the sort or variety under investigation. Particular attention should be centered on enzyme activities, considering that most of the essential biochemical processes involve the participation of these catalyzers.

2. When studied on extracts obtained from vegetable or animal tissues or on enzyme preparations the action of enzymes reflects in a very incomplete manner the character of enzymatic changes taking place in the living cell. In many cases enzymology and physiology are not in touch, and a good deal of physiological phenomena cannot be explained in terms of enzymology.

3. As a rule only the hydrolyzing action of many enzymes can be observed in enzyme solutions or tissue extracts. As opposed to this we are justified in assuming that not only hydrolysis but also the synthesis of various substances occurs in the living cell. However it appears from a number of observations that from tissues particularly efficient in synthesizing a certain substance, the corresponding hydrolytic enzyme often fails to be obtainable, or is found in negligible quantity. This state of affairs led different authors to set up the hypothesis of the existence of two types of enzymes, viz. of hydrolyzing and synthesizing ones.

4. According to our investigations, bearing on amylase and other hydrolytic enzymes, a considerable proportion of the enzymes contained in the living cell, are present in it in the adsorbed state. This part of the intercellular enzymes is inactive with regard to hydrolysis and their hydrolyzing activity cannot be manifested unless they are brought into solution by some means or others. On the contrary the dissolved enzyme exerts only hydrolytic activity, whereas enzymes localized in definite natural or artificial structures are capable of bringing about synthetic effects.

5. On this account we assume that the living cell does not contain two different sets of enzymes, but rather two different states of identical enzymes. Experimental evidence may be obtained of a transition of enzymes from one state to the other. Thus, a typical hydrolyzing enzyme like yeast invertase can be caused to act as a synthesizing agent.

6. In order to characterize the biochemical processes taking place in the living cell and to give an adequate explanation of the physiological properties of different plants it is important not only to determine the overall amount of a certain enzyme in the living cell, but in addition to obtain information as to the ratio of the different states in which the enzyme is present in the cell, the direction of enzymic activity being a function of this ratio.

7. It has been established by investigations carried out in our laboratory, that many physiological characters of different plants are closely related to the ratio between the synthesizing and hydrolyzing action of enzymes as determined on living cells of these plants.

8. The above ratio of enzyme activities depends primarily upon the species and sort of the individual plants, but it may shift within definite limits under the influence of external factors. Similar shifts could be obtained by experimental means. It is important to note that this involved corresponding alterations of the physiological behaviour of the plants.

9. Our investigations of invertase have shown that the ratio between monoses and saccharose in the living plant is chiefly determined by the direction of invertase activity. There is also a correlation between the predominance of synthesizing invertase action and high sugar-storing capacity of the studied varieties.

10. In a series of plants it has been demonstrated that marked hydrolyzing invertase activity in definite sorts coincides with early ripening. In vernalized plants the ratio of hydrolyzing to synthesizing activity is shifted in the direction of hydrolysis.

11. Considerable dessication of the leaves of different plants brings about a shift, favouring hydrolysis, in the ratio of hydrolyzing to synthesizing invertase action. However, the individual plant behave in a different manner with this respect. In hardier sorts the synthesizing activity of invertase persists after severe loss of water, while the above mentioned shift is brought about by relatively moderate water deficiency in the less drought resistant varieties.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathematiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Б. А. РУБИН

НАПРАВЛЕННОСТЬ ДЕЙСТВИЯ ФЕРМЕНТОВ КАК ОСНОВА СОРТОВЫХ РАЗЛИЧИЙ У КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

В статье освещены результаты работы автора по вопросам биохимии сорта, проводившейся им в течение ряда лет совместно с группой сотрудников как в Овощном институте, так и в Институте биохимии Академии Наук СССР.

В основу этих работ был положен взгляд на сорт как на систему, биолого-физиологические свойства которой связаны с химическими процессами, направление и интенсивность которых в свою очередь зависят от активности внутриклеточных катализаторов — ферментов. Отсюда стремление к установлению связи между активностью фермента и тем или иным свойством сорта.

В работе описаны установленные автором корреляции между скороспелостью и устойчивостью при хранении, с одной стороны, и активностью некоторых ферментов, а также и соотношением энергии гидролитических и окислительных процессов — с другой.

Еще большее значение имеет констатированная автором связь между направленностью действия сахаразы и степенью богатства растения сахаром.

В статье освещены планы дальнейших работ по отысканию причинной зависимости между направлением действия фермента и эволюцией химического состава растений.

Исследования в области химии ферментов, проведенные за последние годы, ознаменовались целым рядом крупных успехов. В особенности важными являются результаты работ, направленных на выяснение природы самой ферментной частицы, ее химического состава, структуры и строения.

Всем этим мы обязаны в первую очередь широкому внедрению в ферментологию методов физического и физико-химического исследования.

Гораздо более скромны результаты работ по изучению биологической роли ферментов и их участия в том или ином физиологическом процессе, протекающем в растении, да и самые работы в этом направлении были за рассматриваемый отрезок времени крайне немногочисленны.

Последний факт отнюдь не может считаться неожиданным. Известный всем разрыв между условиями, в которых определяется активность фермента in vitro, и условиями работы фермента в живой клетке крайне затрудняет перенесение результатов, полученных в пробирке, на живой объект и, во всяком случае, обязывает действовать при подобной экстраполяции с большой осторожностью и прибегать к многочисленным оговоркам.

Между тем большое значение ферментов, как катализаторов клеточных процессов, как агентов, определяющих направление и скорость последних,

уже a priori признавалось бесспорным, точно так же, как и связь этих процессов с физиологическими свойствами растения, его сортом.

В высшей степени привлекательной казалась возможность установления непосредственной связи между показателями активности некоторых ферментов растения и его физиологическими признаками. Поэтому, несмотря на приведенные выше оговорки, мы имеем большое количество работ по отысканию так называемых ферментных показателей сортов.

Следует особо подчеркнуть, что в этом случае речь шла не об отыскании внутренней биологической связи между работой фермента и свойствами сорта, а, скорее, лишь об установлении математической корреляции между некоторыми показателями, настоящая зависимость которых друг от друга оставалась мало изученной.

Дальнейшему развитию работ в этом направлении помогли взгляды и воззрения на природу действия ферментов в живой клетке, которые развивает за последние годы А. И. Опарин и которые изложены в его статье, помещенной на стр. 1733—1753 ([13]). Несмотря на то, что воззрения Опарина разработаны пока лишь для одной группы ферментов (главным образом, карбогидраз), мы использовали их для изучения различий между сортами.

Ниже изложены основные результаты исследований по биохимии сорта, которые проводились и проводятся нами совместно с группой научных сотрудников в Овощном институте (с 1933 г.) и в Институте биохимии АН (с 1935 г.).

Объектом нашего исследования служили овощи (капуста, лук и др.), у которых сортовые различия по некоторым биологическим признакам достигают весьма существенных размеров.

Направление наших работ определялось взглядом на сорт, как на биологическую систему, которой свойственна известная скорость специфических для нее биологических процессов, являющихся в свою очередь отражением определенной активности и направленности действия ферментов клетки.

При этом мы считаем, что различия между сортами по физиологическим признакам обусловлены специфическими различиями в ферментной системе сортов, и отыскание связи между теми и другими составляет основную цель нашей работы.

Мы исходим, далее, из предположения, что биохимические отличия между сортами, заложенные в самой природе растения, должны сохранять свое значение на всем протяжении его жизни. Понимая под термином «сорт» норму реагирования растения на те или иные условия его существования, мы проводили изучение сортов в динамическом разрезе, продолжая наблюдения в течение всего первого года жизни растений и охватывая ими большей частью не только период вегетации, но и период хранения.

Из весьма обширной группы физиологических признаков растения мы сосредоточили свое внимание на скороспелости и устойчивости при хранении. Под скороспелостью мы, работая с двухлетними растениями, понимали энергию вегетативного роста, скорость наращивания ткани растения в первый год жизни. Выбор данной пары признаков мы обосновывали давно и широко известными фактами обратной связи между степенью скороспе-

лости растения и способностью его к длительному хранению. Подобная зависимость установлена большим числом опытов, но причина ее оставалась совершенно неизвестной.

При изложении результатов нашей работы мы коснемся бегло и первых ее этапов, поскольку полученные в этот период данные явились основой дальнейших исследований.

В табл. 1 сопоставлены данные, взятые из проведенной под нашим руководством работы Л. И. Наумовой в Овощном институте, которые характеризуют активность ряда ферментов в ранних сортах некоторых растений (в процентах от активности в позднем сорте).

Таблица 1

Активность некоторых ферментов в раннем сорте, в процентах к позднему

	Морковь		Редька		Редис	
	Лист	Корнеплод	Лист	Корнеплод	Лист	Корнеплод
Сахараза	137	111	147	227	104	113
Амилаза	137	162	139	105	101	101
Каталаза	112	119	116	191	108	121

Эти данные являются средними из 6-кратных наблюдений, проведенных за период вегетации. Таким образом мы имеем здесь дело с весьма определенно выраженным правилом — большего богатства ранних сортов в отношении содержания некоторых ферментов. Наиболее постоянными являются соотношения в активности каталазы и сахаразы. Следует подчеркнуть, что эти и подобные им цифры, полученные нами и повторявшиеся из года в год, не давали, однако, должного удовлетворения, так как физиологическое значение их оставалось совершенно непонятным. Этими цифрами лишь подтверждались наблюдения, проведенные до нас, и они в свою очередь могли служить и, вероятно, служили базой для более поздних исследований.

Второй этап нашей работы характеризуется изучением соотношений в активности ферментов, связанных как с гидролитическими, так и с окислительными процессами в растении. Работы в этом направлении начались с изучения особенностей ферментной системы и обусловленных ею биохимических процессов, которые имеют место при длительном хранении сортов капусты, различной степени устойчивости.

Результаты этой работы, проведенной нами в Овощном институте совместно с В. Е. Трупп, были доложены мною майской сессии Академии Наук СССР [16] в 1935 г., причем основные выводы из этой работы были формулированы следующим образом: «Устойчивые при хранении сорта овощей характеризуются (по сравнению с неустойчивыми) более высоким напряжением окислительных процессов и, в частности, процесса дыхания, большей активностью ряда элементов окислительной системы и значительно пониженной активностью гидролитических ферментов». Названным особен-

ностям в соотношении гидролитических и окислительных процессов у сортов стойких и нестойких мы склонны были придавать важное значение, рассматривая их как причину, обусловливающую степень устойчивости сорта. При этом мы считали, что нарушение устойчивости организма при хранении (в данном случае неустойчивый сорт) связано с нарушениями внутриклеточного обмена, возникающими в результате известного разрыва между энергией гидролитических и окислительных процессов, отставания окисления от гидролиза.

Устойчивость при хранении мы связывали, следовательно, с наличием в растении мощной окислительной системы, позволяющей ему бороться с накоплением недоокисленных промежуточных продуктов как собственного обмена, так и проникающих в клетки из поражающего растение грибка.

Позднейшими работами нашей лаборатории в Овощном институте (Е. В. Арциховская, Л. И. Наумова, А. Н. Белорицкая) в общем подтверждается правильность выдвинутого нами два года назад положения.

Мы имеем возможность сослаться прежде всего на ряд работ, в которых изучалась динамика гидролитических и окислительных ферментов у растений в период вегетации, причем наблюдения проводились на тех же культурах и сортах, которые изучались в указанном отношении и в период хранения.

В табл. 2 представлены полученные результаты.

Таблица 2

Активность гидролиза и окисления сортов лука и капусты

Объекты	Фазы роста								
	Лук				Капуста				
	2 листа	4—5 листьев	Ветвление	Хоз. зрелость	4 листа	Рассада	Начало завивки	Рыхлый вилок	Хоз. годность
Сахараза									
Ранний сорт	26.9	33.5	27.2	15.6	76.6	120.2	114.5	81.3	77.9
Поздний „	28.1	23.3	18.1	4.5	81.3	111.9	116.4	53.3	36.7
Пероксидаза									
Ранний сорт	1.0	0.7	—	0.9	—	—	0.35	4.5	4.4
Поздний „	2.8	1.4	—	1.5	8.6	—	2.45	15.2	15.2

Приведенные цифры показывают, что соотношение между гидролитическими и окислительными ферментами у сортов отнюдь не является фактом случайным, эпизодическим. Констатированные для сортов различия в ферментной системе во время хранения повторяются полностью и при изучении сортов во время вегетации и являются, повидимому, постоянным биохимическим свойством сорта, связанным с его природой [1].

[1] Чтобы не загромождать статьи, мы приводим в таблице лишь данные для двух ферментов — сахаразы и пероксидазы, хотя наблюдения проводились и на других ферментах.

Можно подчеркнуть, что эти особенности соотношения $\frac{\text{окисление}}{\text{гидролиз}}$ оказываются связанными не только с таким биологическим признаком сорта, как устойчивость при хранении, но и со скороспелостью. У сортов, обладающих большой энергией образования сырой массы (однолетние сорта у лука, сорт № 1 у капусты), мы отмечаем большую активность гидролитических ферментов и пониженную активность ферментов окислительных (по сравнению с сортами позднеспелыми).

Следует указать здесь на одно возражение, которое может быть сделано по поводу приведенных рассуждений, заключающееся в том, что пероксидаза отнюдь не является ферментом, характерным для окислительных процессов. Однако такого порядка возражения вряд ли могут быть признаны серьезными. В самом деле, целым рядом работ последнего времени показано, что пероксидаза в порядке так называемых сопряженных реакций определенным образом связана с окислительными процессами, протекающими в растении.

Кроме того, прямые определения энергии дыхания, проведенные в нашей лаборатории в Овощном институте (М. Н. Слудская), показывают, что окислительные процессы идут значительно более интенсивно именно в позднеспелых сортах.

Для капусты, например, были получены следующие цифры:

Таблица 3

Дыхание в мг CO_2 в 1 час на 1 кг сырого веса

Фаза развития	№ 1	„Амагер"
3 суток	16.2	31.4
8 „	13.3	15.5
31 „	4.0	5.2
48 „	3.8	6.4
70 „	2.5	2.7

Мы видим, что растения сорта «Амагер» (поздний, хорошо хранящийся сорт) дышат значительно интенсивнее, чем растения скороспелого сорта.

Совершенно аналогичные результаты были получены при изучении активности дыхания у однолетнего и двухлетнего сортов лука (в среднем по многочисленным определениям 16.2 и 33.4 мг CO_2 в 1 час). Таким образом, и скороспелости — в период вегетации, и степени устойчивости к заражению — в период хранения отвечают совершенно определенные соотношения в активности гидролитических и окислительных ферментов клетки. Нашими данными подчеркивается, что два названных биологических признака коррелируют не случайно, что оба они являются отражением определенных особенностей внутриклеточного обмена сортов.

В литературе могут быть найдены указания относительно связи каждого из этих признаков с некоторыми другими показателями для клетки. Так, по вопросу о связи между скороспелостью и энергией роста и активностью окислительной системы растения мы можем опереться на данные Schander ([20]), которые также установили, что клубни поздних сортов картофеля дышат в 2 раза интенсивнее ранних.

Имеется, далее, целый ряд данных, которые указывают, что большая скороспелость и свойства, по физиологическому своему значению примыкающие к последней, также обусловлены известными особенностями окислительной системы. Так, согласно Успенскому, Guthrie ([6]) и ряду других

исследователей, растущие клубни отличаются пониженным rH, и, кроме того, искусственное стимулирование прорастания картофеля также приводит в первую очередь к уменьшению rH.

Исследованиями Messing'a ([11]), В. И. Успенской ([21]), Kakesita ([9]) и ряда других авторов показано, что всякое проявление активного роста сопровождается понижением окислительных процессов, падением окислительного потенциала и накоплением анаэробных продуктов (органические кислоты и пр.). Можно сослаться, наконец, на обширные и весьма тщательно проведенные работы Успенского [1] и его учеников, которые, исследовав богатый набор различных видов картофеля, установили наличие значительных колебаний в величине rH у отдельных его видов, причем и в этом случае оказалось, что виды, отличающиеся склонностью к раннему прорастанию клубней, обнаруживают относительно низкий rH. Наоборот, виды картофеля, требующие для прорастания длительного периода покоя, характеризуются высоким значением rH.

Не менее значительно количество фактов, свидетельствующих о связи ферментной системы со степенью сохраняемости сорта. Здесь следует прежде всего назвать наши опыты с Е. В. Арциховской ([3]), в которых мы стремились проверить значение анаэробиоза и накопления анаэробных продуктов обмена в смысле их влияния на сохраняемость. Для указанной цели два сорта капусты № 1 и «Амагер» были помещены в большие ящики, в которых содержание углекислоты в воздухе было доведено до 40%.

Оказалось, что уже после 10—12-дневного пребывания капусты в этих условиях резко падает сопротивляемость даже такого устойчивого сорта, каким является «Амагер». О сорте № 1 и говорить не приходится,— его сопротивляемость после подобной экспозиции нацело уничтожается.

Нас интересовал вопрос, какими сдвигами в ферментной системе сопровождаются подобные изменения в степени устойчивости. Оказалось (табл. 4), что при этом мы имеем ослабление активности пероксидазы и

Таблица 4

Смещение активности ферментов при хранении в анаэробных условиях у устойчивого и неустойчивого сортов капусты

Время хранения в CO_2	Пероксидаза		Сахараза		Реакция на заражение	
	Активность, в процентах от исходного материала				В $см^2$ пораженной поверхности на 6-й день	
	„Амагер"	№ 1	„Амагер"	№ 1	„Амагер"	№ 1
Исходный	100	100	100	100	0	8.9
12 дней	—	—	—	—	9.5	21.3
20 „	76	12	119	151	—	—

возрастание активности сахаразы. Это правило является общим для обоих сортов. Однако и здесь сохраняются весьма отчетливые различия между сортами.

[1] Цитирую по докладу Е. Е. Успенского на конференции, посвященной 15-летней годовщине со дня смерти Тимирязева (1935 г.).

Сила реакции последних на одни и те же условия далеко не одинакова. Из таблицы видно, что в то время, как у устойчивого при хранении сорта активность пероксидазы снизилась после хранения в углекислоте до 75% ее первоначального значения, у сорта № 1 она свелась почти к нулю. Активность сахаразы, наоборот, возросла у обоих сортов, но у сорта «Амагер» возрастание составило 15—20%, у неустойчивого же сорта 50% и больше.

Таким образом при хранении в анаэробных условиях, вызывающих резкое снижение сопротивляемости капусты, смещения в ферментной системе капусты протекают в том же направлении, которое и в естественных условиях является характерным для неустойчивого сорта по сравнению с сортом устойчивым.

Совершенно аналогичные данные получены нами при изучении реакции сортов на инфильтрацию токсина.

Итак, все имеющиеся в нашем распоряжении материалы подчеркивают значение соотношения активности окислительной и гидролитической систем как фактора, коррелирующего с устойчивостью и скороспелостью сорта. Физиологическое значение этих соотношений остается все еще неясным,— здесь необходимы дальнейшие детальные исследования.

Ближайшим следствием разрыва между гидролизом и окислением, столь характерного для сортов скороспелых (и одновременно плохо хранящихся), является, повидимому, общая склонность обмена у данного сорта в сторону анаэробиоза, к накоплению анаэробных продуктов.

В период вегетации накопление таких веществ вызывает более раннее созревание тканей, более раннее прекращение вегетативного роста [ср. работы Солдатенкова ([19]) и Ракитина ([15])]. Во время хранения указанная особенность обмена приводит к накоплению продуктов, снижающих сопротивляемость растения по отношению к плесеням.

До сих пор в основе различий между сортами лежали признаки чисто количественного порядка, активность того или иного фермента, либо соотношение активности. Следующим этапом работы явилось изучение качественных различий, которые охватывают не только активность фермента, но и различия в направленности его действия. Временно изучение этой группы вопросов проводилось лишь на одном из гидролитических ферментов — сахаразе. Все определения активности сахаразы в этом разделе производились в живой ткани методом вакуум-инфильтрации. Этот метод впервые был описан Björksten'ом ([4]) и затем весьма удачно использован Mothes'ом ([12]) для его работ с протеолитическими ферментами. Для сахаразы метод вакуум-инфильтрации был разработан А. А. Курсановым ([8]).

Началом этой работы послужили наши наблюдения над чрезвычайно ярко выявленной разницей в составе растворимых сахаров у сортов лука, плохо и хорошо хранящихся. У сорта лука, обладающего хорошей лежкостью, преобладающим сахаром в группе растворимых углеводов оказалась сахароза, в то время как у неустойчивого сорта преобладают монозы. Указанные отличия между сортами по составу сахаров с замечательной правильностью сохранялись в течение длительного периода наблюдения, несмотря

на то, что в пределах одного и того же сорта отношение $\frac{\text{биозы}}{\text{монозы}}$ по мере удлинения сроков хранения сильно изменялось.

Изучение качественного состава сахаров у луков в период вегетации, проведенное нами совместно с Л. И. Наумовой в Овощном институте, показало, что и в этом случае сохраняют свое значение правильности, установленные для сортов во время хранения.

Исходя из представлений, развиваемых в последние годы Опариным о макро- и микрогетерогенном состоянии фермента, с которыми связана направленность действия последнего, мы предположили, что наблюдавшиеся нами различия между сортами лука по составу углеводов обусловлены качественными различиями ферментативного аппарата.

В случае скороспелых (однолетних), плохо хранящихся луков мы встречаемся с биологической системой, в которой из двух свойств сахаразы (гидролиз и синтез) преобладающей является гидролитическая активность. У луков позднеспелых (двухлетних), хорошо хранящихся, наоборот, работа сахаразы направлена преимущественно в сторону синтеза.

В связи с этим мы провели в Институте биохимии АН совместно с Лутиковой изучение состава сахаров в луковицах у целого ряда сортов лука [1], причем в списке сортов были довольно широко представлены как однолетние, так и двухлетние формы.

Анализы луковиц показали (табл. 5), что как по общему содержанию сахара, так и по относительному участию сахарозы и моноз сорта лука могут быть разбиты на две группы.

Таблица 5

Состав и содержание сахаров в сортах лука в связи с направленностью действия сахаразы

№	Сорта лука	Сахара, в процентах от сырого веса			Моноза, в процентах от суммы сахаров	$\frac{\text{Сахароза}}{\text{Монозы}}$	$\frac{\text{Синтез}}{\text{Гидролиз}}$
		Монозы	Сахароза	Сумма			
1	Каба	2.45	0.27	2.72	90.1	0.11	0.57
2	Мадерский	2.47	2.01	4.48	55.1	0.81	0.52
3	Цитаусский	2.52	2.48	5.00	50.3	0.91	0.43
4	Мячковский	0.32	5.97	6.29	5.1	18.70	2.94
5	Бессоновский	0.78	6.18	6.96	11.2	7.79	2.13
6	Елабужский	2.59	4.43	7.02	32.1	1.71	4.35
7	Мстерский	0.95	6.49	7.44	17.9	6.83	2.00
8	Арзамасский	2.07	5.82	7.91	14.8	2.77	1.89
9	Алатырский	0.36	7.65	8.01	4.5	21.3	1.39
10	Даниловский	1.69	6.72	8.41	20.3	3.98	1.49

К первой группе мы относим сорта, в которых монозам принадлежит не менее 50% от всей суммы сахаров, а следовательно, отношение $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$ меньше единицы. Замечательно, что в эту группу входят однолетние сорта.

В случае всех других сортов на долю моноз приходится меньше 20% от

[1] Работа проводилась на чистосортном элитном материале, полученном нами от отдела селекции НИОХ.

суммы сахаров, и отношение $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$ всегда выше 2 и достигает часто 6, 7 и даже 20 единиц.

Изучение активности и направленности действия сахаразы показало, что и по этому признаку сорта могут быть разбиты на те же две группы.

В одной из них синтезирующая способность тканей выражена гораздо слабее, чем гидролизующая, и составляет лишь около половины последней. Интересно, что эта группа объединяет однолетние формы лука. Во вторую группу, отличительным признаком которой является более или менее резко выраженное превалирование синтеза над гидролизом, входят все двухлетние сорта.

Проведенная работа позволяет нам формулировать следующие, важные, с нашей точки зрения, положения:

1) Имеется определенная связь между общим количеством сахаров в луке и качественным их составом. По мере увеличения абсолютного и относительного содержания сахарозы возрастает общее богатство луковицы сахаром.

2) Качественный состав сахаров луковицы, соотношение между монозами и биозами отражают особенности ферментной системы растения, соотношение между гидролизующей и синтезирующей способностью фермента сахаразы.

3) Направленность действия фермента является фактором, определяющим общее богатство растения сахаром. Последнее тем выше, чем выше синтезирующая активность фермента.

Таким образом к факту большего богатства гидролазами скороспелого сорта, установленному при определении фермента in vitro, присоединяются и новые факты, свидетельствующие об еще более глубоких различиях между сортами. Большая активность сахаразы в болтушке оказывается связанной с превалированием гидролитического действия этого фермента над синтезирующим. Следует отметить, что величина соотношения между монозами и биозами сохраняется для сорта с очень большим постоянством и почти не изменяется у луков, выращенных в разных местах, но принадлежащих к одному и тому же сорту.

Исследовав для ряда сортов лука луковицы, полученные из семян и севка, мы убедились, что и тот и другой луки имели весьма близкое содержание сахарозы (абсолютное и относительное), несмотря на то, что луковица, полученная из севка, имеет продолжительность вегетативной жизни на целый год больше, нежели луковица из семян.

Все это заставляет смотреть на содержание сахарозы отнюдь не только как на показатель степени зрелости растения, но и как на признак, связанный с генетической природой последнего (7).

Установленная нами зависимость между направленностью действия фермента, составом сахаров и общим богатством запасных органов растения сахаром может служить примером истинной корреляции, физиологический смысл и содержание которой хорошо увязываются с результатами исследований процессов сахаронакопления, проведенных за последнее время.

Мы имеем здесь в виду главным образом работы Сапожникова и Люби-

менко и его учеников ([10]), которыми показано, что одним из факторов, ограничивающих продуктивность синтетической работы листьев, является в ряде случаев энергия отведения ассимилятов из листьев в запасные органы растения. Скорость же миграции сахаров в запасные органы растения, основанная на разности осмотических давлений, определяется в значительной степени той скоростью, с которой простые сахара в местах отложения запаса превращаются в формы более сложные (биозы). Таким образом устанавливается прямая связь между синтезирующей способностью сахаразы и общей производительностью растения по линии сахаронакопления.

Следует подчеркнуть, что устанавливаемое здесь положение может считаться справедливым только для тех групп растений, у которых при отложении запасных веществ превалирующим направлением является образование сахарозы. Так, например, в ряде работ значение величины отношения $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$, как видового признака, подчеркивается для таких культур, как сливы [Allen ([1])] и Гребинский ([5])], арбузы, дыни [Арасимович ([2])] и др. Было бы неправильным ожидать полного подтверждения этого положения и на тех группах растений, в которых господствует иная форма отложения веществ в запас (например, крахмал, белок, жиры и т. д.). Установление подобной связи в последних случаях может быть достигнуто лишь при изучении соответствующего каждой форме субстрата — фермента.

Впрочем, и в этом случае можно указать на работу Г. Н. Гречка (диссертация «Биохимические процессы в картофеле при хранении в связи с возможностью удлинения сохраняемости»), в которой установлены совершенно четкие различия между ранними и поздними сортами картофеля по величине отношения $\frac{\text{монозы}}{\text{сахароза}}$.

Проверка выводов работы с луком была осуществлена нами на капусте и свекле, причем в первом случае мы имеем в виду главным образом связь между направленностью действия сахаразы и скороспелостью, а во втором — со степенью сахаристости растения. Некоторые из результатов опытов с капустой приведены в табл. 6.

Таблица 6

Гидролитическая и синтетическая активность сахаразы в сортах капусты различной скороспелости

Название сорта	"Гидролиз"	Синтез	$\frac{\text{Синтез}}{\text{Гидролиз}}$
№ 1	8.4	0.0	0.0
Копенгагенская	13.0	0.0	0.0
„Слава"	5.8	0.1	0.02
Московская поздняя . .	9.1	1.6	0.18
„Каширка"	4.8	1.3	0.27
«Амагер»	11.2	4.9	0.44

Необходимо отметить прежде всего, что у капусты отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ резко сдвинуто в сторону гидролиза. Тем не менее и в этом случае устанавливаются определенные различия между ранними и поздними сортами. Из таблицы видно, что в фазе 4 листьев ранние сорта вообще лишены способ-

ности синтезировать сахарозу, тогда как у поздних сортов это свойство выражено достаточно четко.

Замечательно, что эти правильности наблюдаются у целого ряда сортов, характеризующихся одним и тем же биологическим свойством — скороспелостью, независимо от их происхождения.

Синтезирующее действие сахаразы у ранних сортов впервые обнаруживается лишь в стадии завязывания вилка, но и в этом случае различия между ранними и поздними сортами полностью сохраняются.

Несколько слов о результатах проведенных нами совместно с Лутиковой работ со свеклой.

Свекловичное растение уже очень давно и многократно изучалось по линии установления связи между богатством сахаром и активностью фермента — сахаразы. Интерес к свекле в данном случае объясняется исключительно резко выраженной специфичностью и направленностью углеводного обмена в этом растении, у которого сахарозе принадлежит подавляющая часть всех углеводов как листьев, так и корнеплодов. Все эти данные служат косвенным указанием на весьма большую роль, которая должна принадлежать в свекловичном растении ферменту — сахаразе.

Однако, несмотря на обширность проведенных исследований, это априорное положение остается все же до сих пор неподкрепленным достаточно убедительным экспериментальным материалом. Причина лежит, повидимому, в том, что все проведенные до сих пор исследования сахаразы в свекле базировались на определении активности фермента в болтушке, между тем для суждения о возможном влиянии сахаразы на сахаронакопление необходимо знать не только активность фермента, но и направленность его действия.

Применив метод вакуум-инфильтрации для изучения сахаразы листьев различных рас свеклы, мы получили следующие результаты (табл. 7 и 8):

Таблица 7

Гидролитическая и синтетическая активность сахаразы живых листьев различных рас свеклы

Возраст растений (посев 23 июня)	Кормовая свекла		Столовая свекла		Сахарная свекла			
					урожайная		сахаристая	
	Гидролиз	Синтез	Гидролиз	Синтез	Гидролиз	Синтез	Гидролиз	Синтез
28 суток . . .	4.9	—	13.7	4.9	13.4	7.7	10.4	6.8
48 „ . . .	10.3	6.5	—	—	10.3	10.3	11.3	12.5
71 „ . . .	8.5	2.5	11.3	5.1	15.1	12.7	—	—
112 „ . . .	34.8	5.5	18.3	5.1	16.0	8.3	28.7	17.2

Мы можем прежде всего отметить, что общее содержание фермента в листьях довольно правильно возрастает параллельно удлинению сроков пребывания свеклы в поле. Сортовые особенности при этом проявляются в различной скорости нарастания активности гидролиза и синтеза у каждой из изучавшихся рас свеклы.

Таблица 8

Количественное отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ у сахаразы различных рас свеклы

Марка свеклы	Посев 23 июня			
	Возраст растений, в сутках			
	28	48	71	112
Кормовая	—	0.63	0.29	0.16
Столовая	0.36	—	0.45	0.28
Сахарная (урожайная) .	0.58	1.00	0.85	0.52
„ (сахаристая) .	0.65	1.11	—	0.60

Из табл. 7 и 8 видно, что активность гидролиза у сахаразы листьев непрерывно увеличивается, причем усиление гидролиза протекает в общем энергичнее, чем усиление синтеза. Наиболее резкое преобладание гидролиза над синтезом наблюдается у свеклы кормовой, за ней следует свекла столовая. В марках же сахарной свеклы возрастание активности как гидролиза, так и синтеза характеризовалось значительно более близкими цифрами.

Нам представляется, что отмеченными особенностями могут быть обусловлены различия между расами по их фотосинтетической способности, а в конечном счете по богатству сахаром их корнеплодов.

Высокая, все возрастающая синтезирующая способность сахаразы, которую мы отмечаем для листьев сахарной свеклы во вторую половину вегетации и в период усиленного развертывания процессов сахаронакопления, обеспечивает, повидимому, наилучшим образом продуктивную работу фотосинтетического аппарата растения. Причина этого заключается, надо думать, в том, что листья сохраняют способность быстро переводить образующиеся на свету простые сахара в сахарозу. В случае же столовой и в особенности кормовой свеклы мы наблюдаем значительно более высокий, а главное, все увеличивающийся разрыв между гидролитическим и синтезирующим действием сахаразы, благодаря чему общая продуктивность работы листьев оказывается пониженной.

Таким образом при смещении отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ в одном и том же направлении, общем для всех без исключения исследованных нами рас, мы отмечаем совершенно определенные качественные различия, сводящиеся к тому, что каждая из рас обладает специфическими особенностями в смещении уровней как синтеза, так и гидролиза.

Последнее может служить объяснением той неопределенности, которой характеризуются результаты работ с ферментом, проведенных методом болтушки.

Остановимся в нескольких словах на данных, характеризующих состояние фермента в корнеплодах. Как известно, определение активности сахаразы в последних дает либо отрицательный ответ, либо позволяет установить крайне небольшое содержание фермента.

Все же и при помощи этого метода in vitro Опарину удалось показать, что сахаристые расы свеклы характеризуются значительно меньшей активностью сахаразы в корнеплоде, чем кормовые, полусахарные и т. д. ([14]).

При изучении сахаразы корнеплодов методом вакуум-инфильтрации мы установили, что низкая активность фермента при определениях in vitro объясняется тем, что работа фермента направлена по преимуществу в сторону синтеза сахарозы, что видно хотя бы из следующих цифр:

Таблица 9

Активность сахаразы корнеплодов (метод вакуум-инфильтрация)

В мг сахара на 10 г в 1 час

	Гидролиз	Синтез
Сахарная свекла	3.6	28.6
Кормовая „	2.7	18.0

Чрезвычайно характерно, что и для корнеплодов полностью сохраняет свое значение установленная нами зависимость между богатством растения сахаром и размерами синтезирующей способности сахаразы.

Таким образом полученные нами данные подчеркивают определенный факт, что повышение содержания сахаров в свекловичном корнеплоде, характеризующее собой химически переход от рас кормовой и столовой к сахарной, связано с общим повышением энергии синтеза в растении. Последнее базируется как на абсолютном возрастании синтезирующей способности сахаразы, так и на пониженной (относительно синтеза) активности гидролиза. Повышенное содержание моноз, имевшее причиной относительно более высокую гидролитическую способность сахаразы, приводит, повидимому, к тому, что использование сахаров идет по преимуществу по линии увеличения веса корнеплодов. Более быстрое превращение моноз в сахарозу обеспечивает с этой точки зрения отложение больших количеств сахара в запас и, следовательно, более высокий уровень сахаристости. Замечательно, что различия в соотношении $\frac{\text{монозы}}{\text{сахарозы}}$ и $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ могут быть установлены как при сравнении между собою листьев, так и корнеплодов и составляют как бы неотъемлемое свойство растений. Подвергаясь определенным изменениям в течение роста, обе эти величины продолжают тем не менее оставаться характерными для данного типа свеклы, поскольку соотношение между различными марками сохраняется.

В результате мы получаем возможность рассматривать эволюцию фермента — сахаразы, изменение соотношения между гидролитическим и синтезирующим ее действием как один из факторов эволюции химического состава растения в смысле его богатства сахаром. Имеющийся в нашем распоряжении пока еще незначительный материал, характеризующий зависимость действия сахаразы от экологических факторов, над расширением которого мы сейчас упорно работаем, позволяет нам рассчитывать на то, что и по вопросу о причинах изменения направленности работы сахаразы мы также сможем получить тот или иной ответ.

Основную задачу дальнейшей своей работы, в значительной степени уже осуществляемой, мы видим в углубленном изучении тех особенностей обмена, которые обусловлены различным соотношением между активностью гидролитических и окислительных ферментов. Эти исследования должны еще сильнее приблизить нас к пониманию биологического значения ферментов, сильнее связать энзимологию с физиологией.

Понимание же физиологической роли ферментов является, по-нашему мнению, краеугольным камнем всего здания биохимии сорта.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Allen F., Hilgardia, 6 (13), 381, 1930.
[2] Арасимович В. В., Доклад на конференции по биохимии сорта Академии Наук СССР, 1937.
[3] Арциховская Е. В. и Рубин Б. А., Доклады Академии с.-х. наук, 2, 1937.
[4] Björksten J., Biochemische Zeitschr., 225, 1, 1930.
[5] Гребинский С. О., Сборник работ по биохимии культурных растений, Труды ВИР, серия III, № 15, 1936.
[6] Guthrie J. D., Contrib. Boyce Thompson Inst., 5, 331, 1933.
[7] Иванов Н. Н. и Александрова Р. В., Известия Государственного ин-та опытной агрономии, т. VI, 3—4, 1928.
[8] Курсанов А. Л., Биохимия, I, 3, 1936.
[9] Kakesita Kinziro, Japanese Journal of Botany, 5, 219, 1930.
[10] Любименко В. Н., Известия Главного ботанического сада, № 2, 1936.
[11] Мессинг В. А., Biochemical Journal, XXVIII, № 5, 1934.
[12] Mothes K., Planta, 19, 117, 1933.
[13] Опарин А. И., Ergebnisse der Enzymforschung, 3, 1934.
[14] Опарин А. И., Биохимия, II, 2, 1937.
[15] Ракитин Ю. В., ДАН, IV, 8—9, 1935.
[16] Рубин Б. А., Труды майской сессии Академии Наук СССР. Иммунитет культурных растений, 1936.
[17] Рубин Б. А. и Наумова Л. И., Доклады АН СССР, 4, 8—9, 1934; 8, 5, 1935; IV, 8—9, 1935.
[18] Рубин Б. А. и Наумова Л. И., Труды лаборатории биохимии НИОХ, I, 1936.
[19] Солдатенков С. В., ДАН, I, 7—8, II, 3—4, 1935.
[20] Schander H., Pflanzenbau, 8, 121, 1931.
[21] Успенская В. И., Биологический журнал, III, 4, 1934.

B. A. RUBIN. THE DIRECTION OF ENZYMATIC ACTIVITY AS A BASIS OF SORT DIFFERENCES IN CULTIVATED PLANTS

SUMMARY

In the present paper the principal results of studies on the biochemistry of sort are exposed, which have been carried out in the course of the last few years by the author and his collaborators. The most important conclusions, drawn out from this work, are the following:

The different sorts of cultivated plants are to be considered as dynamic biological systems, characterized by a definite activity and direction of the action of certain enzymes, by which definite peculiarities of metabolism are determined in their turn.

As a result of the investigation of the sorts of certain plants under this aspect a definite correlation can be established between the indexes of activity of some enzymes and the biological properties of a sort. Thus a close and constant interrelation is found to exist between forwardness and the activity of catalase and saccharase.

In spite of the great regularity with which the above mentioned correlations can be observed, their biological signification is still obscure. A closer approach to its understanding is achieved through the study of the relation of activities of the enzymes involved in the two main types of processes taking place in the living organism, viz. hydrolysis and oxidation. The peculiarities of the interrelations between these two types of enzymic activity exhibit a positive correlation with the degree of forwardness of the different sorts, as well as with the degree of their stability in storage. The results of investigation have shown that both these biological properties are connected with one feature of metabolism, the actual essence of which is not yet sufficiently clear. However the evidence available at the present permit to define his metabolic peculiarity as a retardation as compared with hydrolysis, or otherwise as a tendency to anoxybiosis and to the accumulation in the tissues of products of anaerobic breakdown.

On the basis of the results obtained, forwardness may be characterized as a biological feature of sort depending upon enhanced activity of hydrolytic processes and lowered activity of oxidative processes, as compared with tardy sorts. As opposed to this, tardy sorts exhibit considerably weaker hydrolytic activity, while they are endowed with a more powerful oxidative system (activity of oxidation enzymes, value of rH, respiration rate). The same variations in metabolism are observed when different sorts are studied during the period of storage, being typical of a low or high degree of resistance of a sort at this stage of the vital cycle of the plant.

Evidence has been obtained in further investigations that the difference between forward and tardy sorts is not confined to the quantitative activity indexes of hydrolytic enzymes, very important qualitative differences being present along with these. By determinations of the synthesizing and the hydrolyzing capacities of invertase it has been established that the predominance of the hydrolytic activity over the synthetic one is typical of early sorts, while synthesizing invertase action prevails in tardy sorts.

Finally, a close relationship has been demonstrated to exist between the predominant direction of invertase action the qualitative composition, of the sugars and the total sugar accumulation in the plant. It has been shown experimentally that the absolute and relative quota of saccharose in the carbohydrate complex, as well as the total sugar content of the plants (onions, sugarbeets) vary directly with the level at synthetic saccharase activity, being highest in those plants where the above mentioned activity attains its maximum. This relationship to be considered as is the first instance of establishing a real physiological connection between the direction and rate of activity of an enzyme on the one hand, and an economically important property of the plant, viz., its sugar content, on the other hand.

This connection can be understood on the basis of physiological observations ,demonstrating on interdependence between the rate of transformation of the simpler sugars into higher carbohydrates and the overall efficiency of sugar accumulation in the plant.

It is expected that further work in the directions here outlined will unveil still closer relations between the processes of evolution of the chemical composition of plants and the evolution of their enzymatic apparatus.

At the same time these investigations signify an approach to the understanding of the biological rôle and importance of enzymes in the vegetable organisms and establish new connections between enzymology and physiology.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Н. М. СИСАКЯН

НАПРАВЛЕННОСТЬ ДЕЙСТВИЯ ИНВЕРТАЗЫ КАК ПРИЗНАК ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ И СКОРОСПЕЛОСТИ У КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Автор изучал характер смещения направленности ферментативного действия под влиянием ряда воздействий, которые связаны с изменением определенных физиологических свойств растения. Смещение ферментного равновесия достигалось искусственным укорочением длины вегетационного периода и созданием водного дефицита в тканях растения. Опыты показали, что скороспелость связана с усилением гидролизующей активности фермента в растениях. Реакция растения на смещение ферментного равновесия при создании водного дефицита не одинакова у различных по степени засухоустойчивости сортов данного растения. Незасухоустойчивые сорта растений при завяливании весьма легко теряют ферментное равновесие, свойственное им при нормальном водном режиме, засухоустойчивые же растения оказываются в этом отношении более стойкими. Установлена возможность распознавания засухоустойчивых и нестойких к засухе сортов растений в молодых проростках, путем изучения коэффициента смещения ферментного равновесия.

За последнее время в Институте биохимии Академии Наук СССР проводится значительная работа по изучению обратимости действия ферментов в живой клетке. Этому в сильной степени способствовала разработка метода количественного определения синтезирующего и гидролизующего действия инвертазы в живой растительной клетке.

Предложенный Björksten'ом ([2]), а затем примененный Mothes'ом ([17]) для исследования белкового обмена в растениях метод вакуум-инфильтрации был с успехом использован Курсановым ([10]) для количественного определения синтезирующего и гидролизующего действия инвертазы в живых растительных клетках. Этот метод применялся и мною ([29]). Подвергая свекловичное растение фосфатному голоданию, а затем определяя в листьях методом вакуум-инфильтрации направленность действия инвертазы, мне удалось установить определенную зависимость между синтетической активностью инвертазы в листьях и осуществляющимся в корнях сахаронакоплением.

Одновременно метод вакуум-инфильтрации был использован Рубиным в целом ряде исследований, проведенных им с овощными культурами. На десяти сортах лука Рубин ([23]) установил связь между богатством луковицы сахарами и направленностью действия инвертазы. Автору удалось обнаружить высокую синтетическую активность инвертазы у тех сортов лука,

у которых преимущественно накапливается сахароза. Далее, работы Рубина и его сотрудников ([22, 23, 24, 26, 27]) показали, что более позднеспелые сорта капусты и лука по сравнению со скороспелыми сортами обладают повышенным по отношению к моносахарам содержанием сахарозы. Вместе с тем на примере лука, капусты и моркови было показано, что скороспелые сорта подопытных растений обладают повышенной активностью гидролиза, в частности активностью инвертазы, по сравнению с позднеспелыми сортами.

Исследуя корни различных сортов сахарной свеклы, выращенные в различных географических точках, Опарин ([19]) обнаружил определенную обратную зависимость между сахаристостью корня и гидролитической активностью содержащейся в нем инвертазы. Автором было показано, что чем больше данный сорт содержит инвертазы, тем меньше он накапливает сахаров. При повышении гидролитической активности инвертазы соответственно снижался процент сахарозы и повышался процент инвертного сахара в корнях. Следовательно, в пределах исследованных автором районов, чем выше была гидролитическая активность инвертазы, тем ниже было отношение $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$.

Позднее Рубин и Лутикова ([25]) на трех марках свеклы (сахарной, столовой и кормовой) выявили их различие по богатству сахаром корнеплодов и направленности действия инвертазы в листьях. Чем выше сахаристость, тем более высокой оказалась синтезирующая способность как листьев, так и корнеплодов, активность же фермента корней, определенная в автолитической смеси, находилась в обратной зависимости со степенью их сахаристости. Таким образом уже весьма краткий перечень существующих по данному вопросу материалов достаточно ясно показывает, что направленность действия инвертазы в живой клетке в сторону синтеза или гидролиза является признаком, тесно связанным с рядом физиологических и хозяйственно-важных свойств у различных растений. До сих пор на примере ряда растений удалось установить связь между направленностью действия инвертазы, с одной стороны, и скороспелостью и сахаристостью — с другой.

Прежде чем перейти к изложению нашего опытного материала, необходимо указать, что при постановке исследований мы исходили из развиваемых за последнее время Опариным ([18]) воззрений о природе действия ферментов в живой клетке, согласно которым один и тот же фермент в зависимости от состояния адсорбции или элюции проявляет в первом случае синтезирующее действие, а во втором гидролизующее.

Из приведенного здесь материала видно, что направленность ферментативного действия в основном обусловливается природными свойствами растения, его сортом; но, как показали наши опыты ([30]), соотношение между синтезирующим и гидролизующим действием фермента может быть смещено в ту или иную сторону путем воздействия ряда внешних факторов, в особенности тех, которые глубоко изменяют физиологические свойства данного растения, например яровизация. Для изучения этого явления нами были взяты три сорта хлопчатника и один сорт озимой пшеницы. Семена указанных растений подвергались яровизации обычным способом: пшеница при

температуре от 0 до $+2°$, а семена хлопчатника $25 — 28°$. Зеленые листья пшеницы в возрасте 20-дневных проростков и в начале кущения, а листья хлопчатника в начале бутонизации подвергались изучению на направленность действия инвертазы методом вакуум-инфильтрации. Наблюдения над ходом развития подопытных растений показали, что при яровизации озимой пшеницы «Украинки» яровизированные растения начали куститься на 5 дней раньше контрольных. Яровизация же хлопчатника в общем привела к тому, что в конце бутонизации у яровизированных растений осталось больше бутонов по сравнению с контрольными, неяровизированными растениями.

Исследования направленности ферментативного действия у пшеницы показали, что в неяровизированных проростках синтез превышает гидролиз, в то время как в яровизированных растениях мы наблюдаем обратную картину. Так, если синтезирующее действие инвертазы в контрольных растениях в 1 час на 1 г сухого вещества выражалось цифрой 2.2 мг сахарозы, а гидролизующее действие цифрой 1.9, то у яровизированных растений соответственно мы имели 0.36 и 3.3. Отсюда следует, что яровизация обусловливает повышение гидролизующего действия инвертазы и резко снижает ее синтезирующую активность. Такую же картину мы наблюдали у пшеницы в стадии кущения. Как и для проростков, здесь усиление гидролизующего действия фермента у яровизированных растений сопровождалось заметным ослаблением его синтетической способности. Так, например, если у контрольных растений синтез выражался цифрой 5.5 мг сахарозы в 1 час на 1 г сухого вещества, а гидролиз 3.0 мг, то у яровизированных растений соответственно мы имели 3.7 и 4.7. Вследствие изменения скорости синтезирующего и гидролизующего действия инвертазы отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ при яровизации значительно падает.

Следует указать и на то обстоятельство, что различие между синтезирующей и гидролизующей активностью у яровизированных растений, по сравнению с неяровизированными, полностью согласуется с соотношением сахарозы к моносахарам. Итак, в опытах с пшеницей яровизация резко сдвигала направленность ферментного действия в живой клетке.

Как уже было отмечено выше, нами еще был поставлен опыт с яровизацией трех сортов хлопчатника («0700 американский среднеспелый», «Навроцкий» и «египетский № 494»). Результаты этих опытов полностью подтвердили полученные с пшеницей данные.

У контрольных растений сорта 0700 синтезирующая активность инвертазы была 6.3 мг сахарозы на 1 г сухого вещества в 1 час, а гидролиз выражался цифрой 4.9, у яровизированных же растений синтезирующая активность инвертазы снижалась до 4.2, а гидролизующая повышалась до 5.3. Соответственно у контрольных растений сорта «Навроцкий» мы имели синтез 4.6 и гидролиз 2.7, у яровизированных синтез 4.8 и гидролиз 4.1. Наконец, у египетского сорта в контрольных растениях получался синтез 2.2 и гидролиз 0.5, а у яровизированных синтез 1.4, гидролиз 5.0.

При рассмотрении приведенных цифр нужно прежде всего обратить внимание на то обстоятельство, что отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ у скороспелых сортов

меньше, чем у позднеспелого, т. е. у этого последнего синтезирующее действие инвертазы значительно преобладает над гидролизом.

Так, например, у среднеспелого американского сорта 0700 это отношение равно 1.3, у «Навроцкого» 1.7, а у египетского, более позднеспелого, оно доходит до 4.4. Указанное положение полностью совпадает с данными Рубина и его сотрудников о преобладании гидролитического направления инвертазы у более скороспелых сортов. Далее, приведенные цифры свидетельствуют о значительных изменениях в направленности действия инвертазы в результате яровизационного воздействия на семенной материал. Они показывают нам, что при яровизации синтезирующая способность инвертазы снижается, в то время как гидролиз возрастает. Следовательно, то увеличение скороспелости, которое мы наблюдаем при яровизации, связано с таким изменением в соотношении синтетической и гидролитической активности инвертазы, которое и без этого воздействия характерно для скороспелых сортов.

В дополнение мы приводим цифры, характеризующие действие инвертазы в листьях хлопчатника (сорт «Навроцкий»), выращенного в условиях длинного и короткого дня (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика опыта	Продолжительность дня	Действие инвертазы на 1 г сухого вещества в мг сахарозы на 1 час		Синтез / Гидролиз
		Синтез	Гидролиз	
Контроль	Длинный день	4.6	2.7	1.7
Яровизиров . . .		4.8	4.1	1.2
Контроль	Короткий день	3.2	3.3	1.0
Яровизиров. . . .		4.7	8.7	0.5

Как видно из таблицы, влияние фотопериодического воздействия на обратимость действия инвертазы напоминает таковое при яровизации.

Как при яровизации, точно так же при фотопериодическом воздействии резко повышается гидролитическая способность фермента в растениях. Очень сильное преобладание гидролиза наблюдается, когда на яровизацию накладывается новое фотопериодическое воздействие; при этом ввиду сильного преобладания гидролиза у яровизированных, подвергнутых фотопериодическому воздействию растений, по сравнению с контрольными, отношение синтеза к гидролизу падает вдвое.

Из этого видно, что при искусственном укорочении длины вегетационного периода, которое достигалось в наших опытах посредством яровизации семян пшеницы и хлопчатника, а также под влиянием фотопериодического воздействия удается достигнуть смещения ферментного равновесия в листьях подопытных растений в направлении гидролиза. Следовательно, искусственное укорочение длины вегетационного периода связано со смещением направленности действия инвертазы в растениях. Данные уже цитированных работ Рубина и его сотрудников, а также наши материалы, полученные с хлопчатником, дают основание сказать, что и в естественном состоянии скороспелость связана с усилением гидролизующей активности фермента.

Дальнейшие наши опыты ([31]) показали, что можно вызвать смещение ферментного равновесия и рядом других внешних воздействий, в частности созданием водного дефицита в листьях.

В связи с этим определенный интерес представляют исследования других авторов, посвященные выяснению зависимости между завяданием растений и характером совершающихся в них биологических превращений. Ильин ([7]) обнаружил, что ослабление синтеза крахмала при завядании происходит неодинаково у всех растений. Он показал, что при небольшом водном дефиците синтез крахмала заметно повышается, вследствие чего уменьшается концентрация клеточного сока. Но при глубоком завядании, в полном согласии с данными Molish'a ([14]), Horn'a ([6]), Ahrns'a ([1]) и других авторов, наступает усиленный гидролиз крахмала. Как опыты этих авторов, так и более поздние опыты Львова и Фихтенгольца ([12]) показали, что гидролиз крахмала при создании водного дефицита сопровождается накоплением сахаров. Однако, как это было подмечено Ильиным, Львовым и Фихтенгольцем, реакция клетки на обезвоживание неодинакова у всех растений. Ксерофиты, по данным Ильина, прекращают синтез крахмала при их погружении в раствор сахарозы 1.4—1.5 mol., в то время как у мезофитов синтез крахмала прекращается уже при погружении в раствор сахарозы 0.5 mol. В согласии с данными Ильина находятся результаты работ Вернера ([5]) и Смирновой ([32]). Этим авторам удалось установить снижение активности амилазы в листьях отдельных растений при сравнительно неглубоком завядании. К сожалению, эти данные не получили должного объяснения в свете новых воззрений обратимости действия ферментов. Неодинаковую интенсивность в накоплении сахарозы в различных растениях в зависимости от степени их завядания и их засухоустойчивости отмечали Ильин ([8]), Васильев ([3, 4]), Львов и Фихтенгольц.

Курсанову ([9]) удалось сместить ферментное равновесие в чайных листьях при их завядании. Возрастание гидролизующей активности инвертазы и β-глюкозидазы наблюдалось уже при потере листьями 16% воды.

Мы проводили опыты над изменением отношения синтетической и гидролитической активности при создании водного дефицита у различных засухоустойчивых и незасухоустойчивых сортов пшеницы. Было поставлено три серии опытов. В первой серии растения выращивались в вегетационных сосудах с повышенной и пониженной влажностью среды. В листья выращенных таким образом растений инфильтрировались растворы сахаров и тем устанавливалась активность инвертазы при различных условиях произрастания. Во второй серии опытов полученные таким же образом листья предварительно подвергались завяливанию, причем из них удалялось 30—38% воды от общего веса свежих листьев. После завяливания осуществлялась инфильтрация и этим путем устанавливалось смещение синтетической и гидролитической активности инвертазы, происшедшее в результате водного дефицита. Наконец, для последней, третьей серии были взяты 10—12-дневные зеленые проростки различных сортов пшеницы. Инфильтрация производилась как в свежие листья проростков, так и в листья, подвергшиеся завяливанию (при этом удалялось 20% воды от свежего веса).

Во всех трех сериях опытов получились вполне совпадающие результаты: при создании тем или иным путем водного дефицита у незасухоустойчивых сортов действие инвертазы резко смещается в сторону гидролиза, напротив, засухоустойчивые сорта переносят указанное воздействие, нисколько не снижая отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$. Так, например, в серии опытов с различными влажностями почвы листья засухоустойчивого сорта «Эритроспермум» имели при повышенной влажности отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$, выражающееся цифрой 0.3, а при снижении влажности среды на 20% цифрой 1.1. Наоборот, неустойчивый сорт «Новинка» в условиях повышенной влажности имел 11.1 и при снижении влажности снижал указанное отношение до 3.6.

Точно так же и во второй серии опытов листья «Эритроспермум», не подвергшиеся завяданию, имели отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$, выражающееся цифрой 0.3, после же испарения 30% влаги повысили это отношение до 0.9. Наоборот, «Новинка» соответственно без завядания имела 11.1, а после потери 30% влаги 3.7. В приводимой ниже табл. 2 даны результаты третьей серии опытов, проведенных с проростками 9 сортов пшеницы, из которых первые пять являлись засухоустойчивыми, а следующие четыре незасухоустойчивыми.

Таблица 2

Сорт	Потеря влажности при завяливании, в прц. от начальн. веса	Действие инвертазы, в мг сахарозы на 1 г сухого вещества в 1 час		Синтез / Гидролиз	Коэффициент смещения ферментного равновесия
		Синтез	Гидролиз		
Graecum 0289	0	15.1	12.5	1.20	1.00
	20	27.1	22.7	1.19	
Erythrospermum 0841	0	9.5	9.6	0.98	1.27
	20	19.7	25.5	0.77	
Hordeiforme 0432	0	11.4	20.4	0.55	1.25
	20	15.3	34.5	0.44	
Melanopus 069	0	6.1	6.6	0.92	0.43
	20	12.6	5.9	2.15	
Lutescens 062	0	3.5	6.7	0.52	0.44
	20	22.1	18.9	1.16	
„Новинка“	0	18.7	9.8	1.90	1.91
	20	18.1	18.2	0.99	
Caesium 0111	0	12.0	6.9	1.73	2.24
	20	12.3	15.9	0.77	
Гарнет“	0	17.0	3.8	4.47	2.45
	20	22.2	12.2	1.82	
„Маркиз“	0	16.1	4.6	3.50	4.02
	20	15.4	17.6	0.87	

Из приведенной таблицы видно, что характер смещения ферментного равновесия, наступающего при неглубоком завядании растительной клетки, является неодинаковым у различных по степени засухоустойчивости сортов пшеницы. Потеря 20% воды листьями, за единственным исключением («Меланопус»), приводит к значительному повышению гидролитической активности фермента. Однако синтезирующая способность фермента изменяется

совершенно иначе: в то время как при завядании у менее засухоустойчивых и незасухоустойчивых сортов («Цезиум», «Маркиз», «Новинка», «Гарнет») синтезирующая способность остается почти на одном уровне по сравнению с исходной величиной, у засухоустойчивых сортов («Грекум», «Эритроспермум», «Гордеиформе», «Меланопус», «Лютесценс») при завядании одновременно с повышением гидролиза сильно увеличивается и синтез. Изменения, протекающие под влиянием водного дефицита в отношении $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$, характеризуются цифрами последнего столбца таблицы, условно обозначенными нами как «коэффициент смещения ферментного равновесия» [1].

Как видно из этих цифр, у засухоустойчивых сортов пшениц коэффициент смещения ферментного равновесия колеблется около единицы, лишь иногда немного превышая его, т. е. здесь эти отношения не изменяются, у незасухоустойчивых же сортов в аналогичных условиях величина коэффициента смещения ферментного равновесия значительно повышается, достигая при этом 2 и даже до 4 единиц, т. е. здесь при завяливании происходит значительный сдвиг ферментного равновесия в сторону гидролиза.

Таким образом из сравнения различных засухоустойчивых и незасухоустойчивых сортов пшениц видно, что незасухоустойчивые растения при неглубоком завядании весьма легко теряют ферментное равновесие, свойственное им при нормальном водном режиме, смещая его в сторону гидролиза; засухоустойчивые же растения оказываются в этом отношении значительно более стойкими.

Довольно близкое отношение к разбираемому вопросу имеют исследования Mothes'a ([15]).

Изучая белковый обмен высших растений при их завядании, автор приходит к заключению, что молодые листья, по сравнению со старыми, являются более засухоустойчивыми не только потому, что у них наиболее ярко выражены ксероморфные признаки (повышенное осмотическое давление, густая сеть жилок, большое количество устьиц на единицу площади и др.), но и потому, что они обладают способностью защищать себя не только от происходящей при завядании деформации плазмы, но и от усиленного распада белковых веществ.

Отсюда ясно, что выносливость растительной клетки к обезвоживанию определяется главным образом внутренними свойствами, способностью протоплазмы выносить значительный водный дефицит [Максимов ([13])], чувствительностью реакции растения на скорость и направленность протекающих в нем физиолого-биохимических явлений.

Рассматривая полученный нами материал с точки зрения возможности использования изучения направленности действия инвертазы как метода распознавания засухоустойчивых и незасухоустойчивых растений, мы должны остановить наше внимание в первую очередь на коэффициенте смещения ферментного равновесия. Как уже было отмечено, эта величина у засухоустойчивых и незасухоустойчивых сортов пшениц далеко не одинакова.

[1] Под этим термином подразумевается частное от деления отношения синтеза к гидролизу у исходного материала на таковое же у растений, подвергнутых завяливанию.

Существующая разница коэффициента смещения ферментного равновесия у засухоустойчивых и незасухоустойчивых растений дает основание надеяться на возможность использовать явление смещения ферментного равновесия при водном дефиците для распознавания степени засухоустойчивости растения. Следует указать на то, что попытки ряда авторов [Туманов ([35]), Тихонов ([34]), Литвинов ([11]), Тимофеева ([33]), Цизинский ([37]) и др.] выработать точный и простой метод, позволяющий заранее, без значительных затрат средств и времени, предсказать выносливость растения к засухе, до сих пор не привели еще к желательным результатам.

Дальнейшее изучение вопроса о применении направленности действия инвертазы для распознавания степени засухоустойчивости растения по отношению к целому ряду культур, а также повторения полученных результатов на более широком ассортименте сортов пшеницы явится предметом наших ближайших исследований.

Разбор изложенного здесь материала дает основание предполагать, что обнаруженные нами смещения ферментного равновесия, наступающего под влиянием яровизации и фотопериодизма, является результатом более глубоких изменений в физико-химической структуре коллоидов клетки, вследствие которых часть адсорбированного на структурных образованиях фермента переходит в растворимое состояние, чем и обусловливается ослабление синтезирующего действия и возрастание гидролизующей способности фермента. В связи с этим значительный интерес представляют опыты Рихтера и его сотрудников ([20], [21]), установивших изменение адсорбционных свойств клетки под влиянием яровизации, а также наблюдения Филипченко ([36]), который показал повышение проницаемости плазмы при яровизации. Наконец, нужно указать на опыты Чайлахяна ([38]), обнаружившего, что у яровых пшениц проницаемость плазмы более высокая, чем у озимых.

Характер смещения ферментного равновесия у различных по степени засухоустойчивости сортов пшеницы является результатом проявления защитного действия засухоустойчивых растений к чрезмерному нарастанию в их клетках концентрации осмотически-деятельных веществ, что, понятно, возникает вследствие частичного обезвоживания растительной клетки. На основании разобранного нами материала мы приходим к предположению, что одним из внутренних факторов, ускоряющих гибель растений при засухе, является чрезмерное повышение осмотического давления клетки. Проявлением одной из сторон способности растения бороться против этого губительного явления и служит усиление синтетических процессов. Как показали наши исследования, засухоустойчивые растения проявляют эту способность в большей мере, чем незасухоустойчивые. При более глубоком завядании подобное преобладание синтетических процессов в клетках не может сохраняться, вследствие чего в растениях усиленно развивается односторонний гидролитический процесс, приводящий в короткий срок к распаду крупномолекулярных запасных продуктов на мелкомолекулярные осмотически-деятельные вещества. Несомненно, что разобранное здесь на примере углеводов явление по всей вероятности распространяется и на белковые вещества, включая сюда и белки плазмы, поэтому отмеченное здесь возрастание гид-

ролитической активности ферментов при завядании непосредственно затрагивает и структуру протоплазмы, что уже само по себе приводит к нарушению нормальной жизнедеятельности клетки. Следовательно, ферментативный аппарат растительной клетки, характер и направленность действия ферментов являются важнейшим регулирующим фактором жизненных процессов в организме.

Институт биохимии.
Академия Наук СССР.

Поступило
15.VII. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Ahrns W., Bot. Arch., 5, 234, 1924.
[2] Björksten J., Biochem. ZS., 225, 1, 1930.
[3] Васильев И. М., Труды по прикл. бот., генет. и селекц., 27, вып. 5, 47, 1931.
[4] Васильев И. М., Arch. f. Pflanzenbau, 7, 126, 1939; 8, 565, 1933.
[5] Вернер А. Р., Труды Ком. по ирриг. АН СССР, вып. 3, 85, 1934.
[6] Horn T., Bot. Arch., 3, 137, 1923.
[7] Ильин В. С., Растение и засуха, Прага, 1925.
[8] Ильин В. С., Planta, 7, 59, 1929.
[9] Курсанов А. Л., Биохимия чайного производства, 1, 32, 1935.
[10] Курсанов А. Л., Биохимия, 1, 269, 1936.
[11] Литвинов Л. С., Бот. журн. СССР, 17, 131, 1932.
[12] Львов С. Д. и Фихтенгольц С. С., Экспериментальная ботаника, II, 149, 1936.
[13] Максимов Н. А., Физиологические основы засухоустойчивости, Ленинград, 1926. Труды по прикл. бот., генет. и селекц., 22, вып. 1, 3, 1929.
[14] Molisch, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 39, 339, 1921.
[15] Mothes K., Ber. d. deutsch. bot. Ges., 46, (59)—(67), 1928.
[16] Mothes K., Planta, 12, 686, 1931.
[17] Mothes K., Planta, 19, 117, 1933.
[18] Опарин А. И., Erg. Ensymf., 3, 1934.
[19] Опарин А. И., Биохимия, 2, 135, 1937.
[20] Рихтер А. А., Природа, № 2, 1934.
[21] Рихтер А. А., Ранцан В. А. и Пеккер М. З., ДАН, № 2, 1933.
[22] Рубин Б. А., Проблема иммунитета растений. Труды майской сессии АН СССР, 1935.
[23] Рубин Б. А., Биохимия, 1, 467, 1936.
[24] Рубин Б. А., ДАН, 3 (12), № 9 (104), 1936.
[25] Рубин Б. А. и Лутикова О. Т., Биохимия, 2, 423, 1937.
[26] Рубин Б. А. и Наумова Л. Н., Доклады Академии с.-х. наук им. Ленина, № 3, 1936.
[27] Рубин Б. А. и Наумова Л. Н., там же, № 4, 1936.
[28] Рубин Б. А. и Трупп В. Е., ДАН, 3/8, № 5 (15), 1935.
[29] Сисакян Н. М., Биохимия, 1, 301, 1936.
[30] Сисакян Н. М., Биохимия, 2, 263, 1937.
[31] Сисакян Н. М., Биохимия, 2, вып. 4, 1937.
[32] Смирнова А. Д., Научные записки Сарат. гос. унив., 13, вып. 2, 111, 1935.
[33] Тимофеева М. Т., Соц. раст. Сер. А, № 7, 69, 1933.
[34] Тихонов П. И., Научн. агрон. журнал, год 7-й, № 2, 99, 1930.
[35] Туманов И. И., Труды по прикл. бот., генет. и селекц., 22, вып. 1, 107, 1929.
[36] Филиппенко И. А., ДАН, 3, № 4, 1936.
[37] Цивинский В. Н., Засухоустойчивость и скороспелость хлопчатника, Москва — Ташкент, 1934.
[38] Чайлахян М. А., ДАН, 2, № 2, 1935.

N. M. SYSSAKYAN. THE DIRECTION OF INVERTASE ACTION AS AN INDEX OF DROUGHT RESISTANCE AND FORWARDNESS IN CULTIVATED PLANTS

SUMMARY

1. The objective of the present study was to investigate the alterations in the prevailing direction of enzymic activity in plants, brought about by the action of factors known to affect certain physiological properties of the plant. Shifts in the enzymatic equilibrium were obtained by vernalization of the seeds as well as by submitting the plants to photoperiodic treatment, and finally by subjecting them to water deficiency.

2. As a result of vernalization of the seeds of wheat and cotton-plant the hydrolyzing activity of invertase is markedly enhanced in the leaves of the plant. Shifts in the enzymatic equilibrium were obtained by vernaliza- with a definite decrease in its synthesizing activity. Photoperiodic treatment resulted in increased activity of the enzyme in the direction of hydrolysis both in vernalized and in non-vernalized plants. The above facts justify the conclusion that artificial shortening of the duration of the vegetation period is connected with a shift of the predominant direction of invertase activity to the «hydrolytic» side.

3. Artificial water deficiency in the plants causes the direction of invertase action to be shifted to the «hydrolytic» side. However this phenomenon is not manifested to an equal extent by plants differing in the degree of drought resistance.

A comparative study of different sorts of wheat, varying in drought resistance has shown that the drought sensitive sorts very easily lose their normal enzymatic equilibrium when submitted to drying and displace it in the direction of hydrolysis; drought resistant plants exhibit considerably greater stability in this respect.

By means of a study of this shift of the coefficient of enzymatic equilibrium it is possible to distinguish drought resistant plants from nonresistant ones as early as at the seedling stage. The author's findings show that the shift in enzymatic equilibrium diminishes with the increase of drought resistance.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

С. С. ЕЛИЗАРОВА

НАСЛЕДОВАНИЕ ФЕРМЕНТНЫХ ПРИЗНАКОВ

(Каталаза ячменя)

Ферментные показатели являются признаками, легко и точно учитываемыми количественно. Показатель каталазы оказался генотипическим признаком, и в определении величины этого показателя имеется, таким образом, путь к количественному учету наследуемых признаков. В настоящей работе проведено изучение наследования показателя каталазы у ячменей различного происхождения.

Развитие энзимологической методики может оказаться применимым и для селекционных целей.

Основанием для постановки этой работы явились исследования, H. Euler ([4, 6]), проведенные с альбиномутантами ячменя, выведенными Nilsson-Ehle и Hallqvist'ом ([12, 13]). Главной задачей его исследований было изучение качественных и количественных различий, наступающих в отдельных фазах развития хлорофилнормальных и хлорофилдефектных мутантов ячменя. H. Euler имел в виду в основном изучение хлорофилла. При своих исследованиях он обратил внимание также на содержание каталазы у тех же мутантов и установил, что на определенной стадии развития растения (например, на 8-й день прорастания семени) имеется для разных мутантов своя средняя величина количественного показателя каталазы, и белые рецессивные формы относятся к зеленым доминантным, как 1 : 3, т. е. имеется простое менделевское расщепление.

Выбор каталазы в качестве объекта для изучения наследования ферментных признаков диктовался нам рядом соображений. Прежде всего каталаза является почти единственным в своем роде ферментом, в отношении которого мы не только располагаем удобными простыми и точными методами количественного учета, но для которого до известной степени выяснена химическая природа. Работами школы H. Euler ([2, 3]) были разработаны весьма совершенные методы препаративного изолирования каталазы, позволившие выяснить ее химическое строение. Исследования Hennichs ([7, 8]), Josephson ([2, 3]) и Zeile ([14, 15, 16]) установили, что по своей структуре каталаза является производным порфирина. В 1936 г. Kurt Stern ([10, 11]) выяснил, что активная группа каталазы идентична простетической группе гемоглобина; оба эти вещества — каталаза и гемоглобин—отличаются лишь коллоидными носителями, и, меняя этот последний, возможно

осуществить превращение фермента (каталаза) в дыхательный пигмент (гемоглобин). Следует тут же подчеркнуть, что в основе гемина каталазы лежит тот же скелет этиопорфирина III, что и в основе порфириновой части хлорофилла, так что каталаза находится в тесных генетических связях с важнейшими факторами обмена веществ животного и растительного организма — с гемоглобином и с хлорофиллом.

Помимо этих чисто химических взаимоотношений со столь важными веществами, ряд указаний биологического порядка свидетельствует о важной прямой роли каталазы в организме. Так, в отношении растений H. Euler, заражая *Abutilon striatum,* принадлежащий к сем. *Malvaceae,* полученный от E. Baur ([1]), вирусом хлороза, нашел, что в пораженных частях растения количество каталазы понижается вдвое. В наших исследованиях, относящихся еще к 1924 г., мы могли установить, что у животных (морские свинки) наблюдается распределение на резко отличающиеся между собой по показателю каталазы группы. Эти типичные для отдельных групп показатели в пределах одной группы стойко удерживаются на протяжении жизни животного, и этот признак передается потомству, т. е. является генотипическим признаком. Одновременно можно было отметить, что, как правило, животные, относящиеся к группе с низким показателем фермента, являются значительно более слабыми, подверженными всяким инфекциям и при заболеваниях быстро гибнущими.

Все приведенные факты, несомненно, говорят о важной роли этого фермента в физиологии как животного, так и растительного организма и позволяют думать, что те или иные различия в показателе каталазы окажутся связанными и с другими, могущими иметь определенное практическое (селекционное) значение, признаками растения. Поэтому-то и представлялось интересным использовать именно каталазу в качестве объекта при намеченных нами энзимологических исследованиях в области явлений наследования.

Первая задача, которая была поставлена настоящей работой, — это найти формы, резко отличающиеся друг от друга по показателю каталазы.

Работа велась с этиолированными проростками; определение каталазы производилось на 8-й день прорастания, в основном по методу H. Euler. Было изучено больше 35 разновидностей ярового ячменя: *Hordeum sativum vulgare*—многорядные ячмени и *Hordeum sativum distichum*—двурядные ячмени. Исследованные нами ячмени принадлежали к разным типам и происходили из разных географических мест, часть из них представляют хозяйственно-ценные селекционные формы (табл. 1).

Из сравнения полученных показателей фермента друг с другом видно, что некоторые средние индексы каталазы очень близки между собой, но если провести сравнение полученных показателей различных форм ячменя по принятым в вариационной статистике формулам и найти вероятности по таблице Student'a, то окажется, что выбранные нами разновидности по показателю каталазы имеют реальные различия между собой. Вероятность различий таких, казалось бы, близких форм по M, как *Nutans* Sch. «Урайсте»

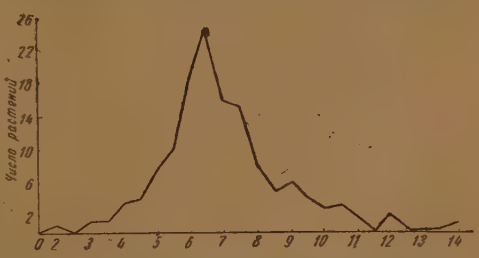
Таблица 1

Количественный показатель каталазы разновидностей ячменя

(Составлена по данным анализа семян репродукции «Отрада Кубанская» урожая 1933 г.)

№ по вор.	Название	M	σ	CV%
		Hordeum sativum vulgare	(Ячмени многорядные)	
1	*Pallidum* Ser. „045" 8269 Красный Кут . .	6.21 ± 0.0897	1.445 ± 0.0632	23.24 ± 1.01
2	*Brachyatherum* 625/0392 Китай	3.43 ± 0.0897	1.57 ± 0.0634	44.89 ± 1.81
3	Dundar beyi Zhuk 9223 Япония	6.33 ± 0.305	1.977 ± 0.210	31.23 ± 3.330
4	*Sublatiglumatum* Vav. 6088 Афганистан . .	5.72 ± 0.2585	1.382 ± 0.1761	24.16 ± 3.0791
5	*Pallidum* Ser. 3220 Крым	6.12 ± 0.40	2.90 ± 0.28	47.40 ± 4.60
6	*Medicum* Lörn „026" 8326	5.73 ± 0.17	1.38 ± 0.120	24.17 ± 2.14
		Hordeum sativum distichum	(Ячмени двурядные)	
1	*Nutans* Sch. „Урайсте" 18614 Финляндия	6.93 ± 0.104	1.826 ± 1.058	26.36 ± 1.058
2	*Nutans* Sch. „Золотой" 8350 Швеция . . .	7.14 ± 0.159	1.48 ± 0.112	20.72 ± 1.57
3	*Nutans* Sch. *colchicum* 010/.30 С.-х.станция Зап обл.	6.03 ± 0.134	2.583 ± 0.95	42.83 ± 1.57
4	*Nudideficiens* Koern 3505 Индия	4.38 ± 0.0822	1.574 ± 0.058	35.93 ± 1.32
5	*Iantinum* 3512	5.68 ± 0.0985	1.766 ± 0.0694	31.09 ± 1.223
6	*Nutans* Sch. „Винер" 8496	8.84 ± 0.1960	1.510 ± 0.1360	17.09 ± 1.5398
7	*Persicum* Korn „064" 8279	6.76 ± 0.119	1.122 ± 0.082	16.59 ± 1.230

18614, *Nutans* Sch. *colchicum* 010/30, равняется, однако, 0.999767, так как t = 3.55 *Nigrinudum* 9225, Абиссинский и *Deficiens* St. 8380, Абиссинский имеют t = 5.82 вероятность 0.999.999.9; *Trifurcatum* Монгольский 4040 и *Deficiens* St. 8380 имеют t = 2.43 вероятность 0.991 802.

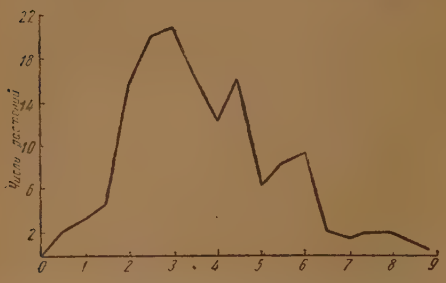


Фиг. 1. Количественный показатель каталазы *Nutans* Schüb. «Урайсте» 18614 Финляндия

Вычерченные кривые показывают, что каждая разновидность имеет свою характерную кривую, притом не только вершины кривых, но все целиком кривые разновидностей ячменя с низким индексом каталазы, как *Brachyatherum* 625/0392, *Nudideficiens* 3505, *Iantinum* 3512, сдвинуты влево, кривые с высоким индексом фермента, как *Nutans* Sch. «Урайсте» 18614, целиком сдвинуты вправо (фиг. 1—3).

Характер кривых, вычисленные вероятности и особенно характерные средние индексы каталазы для каждой разновидности доказывают, что и у растений, в данном случае у ячменей, этот признак является генотипиче-

ским признаком. Анализ кривых и цифрового материала свидетельствует, что колебания индекса каталазы в пределах разновидности велики и потому по данному признаку перед нами не чистые линии. В следующем нашем сообщении мы подробнее остановимся на этом вопросе.



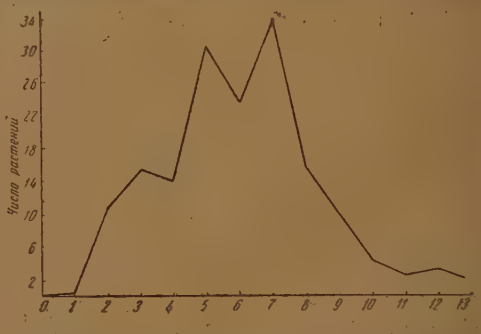
Фиг. 2. Количественный показатель каталазы *Brachyatherum* 625/0392 Китайский

Расположив изучаемые нами разновидности ячменя по месту их происхождения, мы находим, что северные формы характеризуются высоким показателем фермента, южные — низким, высокогорные формы занимают как бы промежуточное место. Для последних характерен большой размах колебаний показателя фермента (табл. 2).

Таблица 2

№ по пор.	Северные формы	M	№ по пор.	Высокогорные формы	M	№ по пор.	Южные формы	M
1	*Nutans* Sch. „Урайсте" 18614 . .	7.56	1	*Trifurcatum* 5174 .	5.8	1	*Nudideficiens* 3505	4.38
2	*Nutans* Sch. „Золотой" 8350 . .	7.14	2	*Deficiens* St. 8380	5.98	2	*Brachyatherum* 625/0392	3.48
3	*Nutans* Sch. „Винер" 8496 . . .	8.84	3	*Nutans* Sch. *colchicum* 010/30 .	6.03	3	*Iantinum* 3512 . .	4.76
			4	*Sublatiglumatum* Vav. 6088 . . .	5.72			

В высокогорных районах среднесуточные колебания температуры очень велики, и можно предположить, что и растительные организмы этих районов должны обладать высокой приспособляемостью. В таблице я отношу к высокогорным формам *Nutans colchicum* 010/30, несмотря на то, что этот ячмень выведен на опытной станции Западной области. Коэффициент вариаций у него большой. Кривая количественного показателя каталазы многовершинна и очень растянута с особями, очень отклоняющимися. Это побудило нас выяснить происхождение этого ячменя, причем оказалось, что он выведен из образца кутаисского ячменя, т. е. формы высокогорной; поэтому мы вправе его отнести к высокогорным ячменям. В пятилетнем плане зерновых культур (2-я пятилетка) этот ячмень рекомендуется как для северных, так и для южных районов СССР. Ареал распространения его очень велик. Обращает на себя внимание и *Pallidum* «045» краснокут-



Фиг. 3. Количественный показатель каталазы *Nutans* Schüb. *colchicum* 010/30 сельскохозяйственная опытная станция Зап. обл.

ский, выведенный акад. Константиновым из местного ячменя. Интересно было бы проанализировать первоначальный образец зерен родителя и знать его происхождение. Летом 1935 г. он дал довольно низкую цифру показателя каталазы: 4.03, и зимой его показатель тоже поднимается сравнительно невысоко.

Фенотипическая изменчивость исследуемых разновидностей ячменя

Чтобы подойти к изучению наследования того или другого признака, надо прежде всего изучить изменчивость организма, происходящую под воздействием внешних условий. Это особенно важно при работе с растениями. Растения, являясь организмами, прикрепленными к месту своего произрастания, поражают своей отзывчивостью к воздействию внешних условий. Чтобы установить пределы изменчивости у одной и той же разновидности, т. е. изучить индивидуальную изменчивость, количественный показатель каталазы изучался систематически по месяцам, а также и по годам. Располагая данные по годам и месяцам, мы видим, что в течение лета все ячмени дают низкую цифру, осенью, зимой и весной индекс каталазы возрастает. Мы назвали это сезонными колебаниями фермента (табл. 3).

Таблица 3

Сезонные колебания активности каталазы

Названия	*Nutans* Sch. 18614 „Урайсте"			*Nutans* Sch. *colchicum* 010 30 8485			*Nutans* Sch. „Золотой" 8350			*Pallidum* Sch. „045" 8269			*Brachyatherum* 625,0392		
	1934 г.	1935 г.	1936 г.	1934 г.	1935 г.	1936 г.	1934 г.	1935 г.	1936 г.	1934 г.	1935 г.	1936 г.	1934 г.	1935 г.	1936 г.
Средние за год	6.93	—	9.1	6.03	6.36	7.48	—	7.06	7.1	6.21	5.82	—	3.43	4.39	—
Месяц V . .	—	8.11	8.87	—	7.98	7.77	—	—	6.18	—	5.98	—	—	5.35	—
„ VI . .	—	—	—	—	—	—	—	6.94	6.35	—	—	—	—	—	4.84
„ VII . .	5.93	5.86	5.60	3.16	5.48	4.16	—	—	6.72	—	—	—	—	—	—
„ VIII . .	6.54	—	—	—	4.16	—	—	—	—	5.07	4.03	—	2.47	3.46	—
„ IX . .	—	—	—	6.70	—	8.07	7.14	—	—	6.00	6.30	—	3.51	—	—
„ X . .	7.13	—	—	6.61	8.10	—	—	7.15	—	7.41	6.51	—	4.92	—	6.50

Примечание. У *Nutans* Sch. „Урайсте" и *Nutans* Sch. „Золотой" средние вычислены с учетом зимних цифр.

В табл. 3 заслуживают внимания и должны быть отмечены колебания индекса каталазы по годам. K. Myrbäck (Enzymologia, B. 5, 1937) публикует 8-летние наблюдения над амилазой шведских ячменей. Были годы, давшие очень высокий показатель фермента, и были годы с низким показателем. У нас наблюдается та же закономерность. Урожай 1933 г. дает низкий показатель каталазы, урожай 1936 г. дает высшую цифру показателя фермента.

В заключение необходимо отметить, что это — первая часть работы, вторая часть этой работы посвящена изучению скрещивания ячменей по признаку каталазы. Сейчас имеются уже растения F_1 и зерна F_2; первая серия анализа проростков позволяет сказать, что у ячменей мы будем иметь доминирование низкой каталазы.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Baur E., Sitz. Ber. Akad. d. Wis., 95, 1906.
[2] Euler H. u. Josephson K., B. 56, S. 1749, 1923.
[3] Eeuler H. u. Josephson K., Liebigs Ann., 452, 455.
[4] Eeuler H., Hereditas, 13, 1929.
[5] Eeuler H. u. Hertzich, Forstberg u. Heellström, Z. ind. Abst. u. Ver L., Bd. 60, 1931.
[6] Euler H., Dagmar, Burström u. Heellström H., Hereditas, XVIII, 1933.
[7] Hennichs S., Bioch. Z., 145, 286, 1924.
[8] Hennichs S., Bioch. Z., 171, 314, 1926.
[9] Kuhn u. Brann Ch., Ber., 59, 2370, 1926.
[10] Kurt Stern, Z. f. Phys. Chem., Bd. 212, 43—44, 1932.
[11] Kurt Stern, J. of Biol. Ch., v. 112, № 2, 1936.
[12] Nilsson-Ehle H., ZS. ind. Abst. u. Ver., Bd. 9, 289, 1913.
[13] Nilsson-Ehle H., Hereditas, Bd. 3, S. 191, 1922.
[14] Zeile u. Hellström, Z. f. Phys. Chem., Bd. 192, 171, 1930.
[15] Zeile K., Bioch. Z., Bd. 258, H. 1—4, 1933.
[16] Zeile K., Bioch. Z., Bd. 261. H. 1—3, 1933.

S. S. ELIZAROVA. INHERITANCE OF ENZYME CHARACTERS
Catalase of Barley

SUMMARY

H. Euler has shown that the average Catalase index of various albino-mutants of barley, cultivated by Nilsson-Ehle and Hallqvist, is different and that this characters is mendelizing.

Our purpose was to study the Catalase index of normal varieties of barley; some of the varieties being economically valuable. We have chosen the catalase because thanks to H. Euler and his collaborators the nature of the enzyme and its physiological rôle both in plant and in animal body has been to a certain extent cleared up.

The first task was to find out such varieties, which differ in the Catalase index.

Thirty-five varieties of two subspecies of summer barley: *Hordeum sativum vulgare* and *Hord. sativum distichum* were investigated.

Comparing the average Catalase index of different varieties and analysing the type of the curves, we have come to the conclusion that each variety has its own Catalase index, therefore, this character is a genotypical one.

If we compare the barleys according to their geographical origin, we find that the Northern varieties have a high Catalase index, the Southern have a low one, and the Alpine varieties occupy the intermediate place (Table 2).

The Phenotypical Variability of the Barley Investigated

In order to study the individual variability and to find out its amplitude in the same variety, the Catalase index was systematically investigated monthly and yearly.

As it is to be seen from the data obtained (Table 3), the Catalase index varies both in the course of the year and from year to year. The last is well in accordance with the recently published Myrbäck's observations on the amylases of Swedish barley.

We have hybridized varieties of barley, differing in the Catalase index. We have got already F_1 plants and F_2 grains; the low Catalase index seems to be the dominant character.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. Л. ИВАНОВ

КЛИМАТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ

Автор представляет сводку достижений по вопросу о влиянии климата на химизм растений и обоснование учреждения специальной лаборатории по эволюционной биохимии.

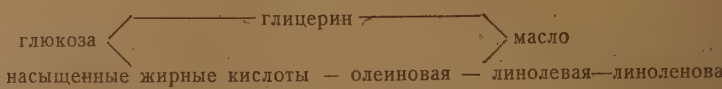
Начало XX столетия характеризуется сравнительно слабым состоянием наших сведений о химических особенностях видов и сортов растений. Унаследовав от старой физиологической школы приемы исследования, фитофизиологи в большинстве случаев имели крайне ограниченный выбор объектов: горох, бобы — Pflanzliche Kaninchen (6), — недаром их называли так зоофизиологи, подчеркивая этим универсальное значение этих растений для фитофизиологических исследований. Самые сведения по химизму растений отличались известною схематичностью. Я думаю, что не ошибусь, если скажу, что рождение проблемы биохимии сорта приурочивается как раз к этому времени, лет 25—30 назад.

В противовес неопределенным взглядам на изменчивость растительного химизма лет 25—30 назад была поставлена новая проблема: является ли химизм растения более или менее постоянным или он изменчив, в каких пределах и от чего это зависит? Так формулировалась и мною интересовавшая меня проблема в начале моей научной деятельности. Я выбрал объектами исследования масличные растения, как совершенно не изученные в то время, с одной стороны, и как имеющие огромное значение в народном хозяйстве — с другой.

Изучение производилось в московских условиях на селекционной станции Московского сельскохозяйственного института. Ближайшие объекты: лен, конопля, подсолнечник, мак, рапс и другие культурные и дикие растения. Первые годы изучения качества масла на различных стадиях созревания семян показали удивительное постоянство процесса: жирные кислоты образовались в развивающихся семенах в строгом и последовательном порядке нарастания двойных связей: вначале преобладала олеиновая кислота с одной двойной связью, позднее появлялась линолевая кислота с двумя связями и, наконец, ближе к периоду полной зрелости — линоленовая кислота с тремя двойными связями.

Процесс созревания семян продолжался $1\frac{1}{2}$ — 2 месяца и так как он развивался также определенным образом и давал постоянные продукты, то явилось возможным считать его таким же постоянным признаком растения, каким является форма листа или цветка.

Так появилась теория физиолого-химических признаков растений. В 1911—1912 гг. была дана схема маслообразовательного процесса для всех растений, образующих запасные масла, так как выбранные объекты характеризуют собою почти все растительное царство, за исключением пальм и других немногих чисто тропических семейств. Эта схема такова ([6], [7]):



Параллельно с этими многолетними исследованиями производились ежегодные дальние поездки по Союзу и изучался маслообразовательный процесс у культурных и диких растений различных районов. Эти исследования показали, что там в районах, часто удаленных от Москвы на 1—2 тысячи км, знакомые мне по Москве растения ведут себя химически так же строго определенно, но отличаются от московских растений по своему химическому составу. Химический состав одного и того же вида растения в различных районах был далеко не одинаковый.

Отсюда в 1915 г. возникла постановка решающего опыта по культуре чистой линии льна А-776 МСХИ одновременно в Москве 55°50′ с. ш. и в Ташкенте 41° с. ш. Результаты получились чрезвычайно ясные: изменчивость химического состава чистой линии льна А-776 проявилась совершенно определенно. Для проверки этих результатов в следующем, 1916 г. был сделан перекрестный опыт с переселением ташкентского урожая в Москзу, а московского снова в Ташкент. Результаты этого двухгодичного опыта были опубликованы в 1916 г. ([5]).

Резюмируя данные первого десятилетия работ по изменчивости химического состава растений, мы можем сказать следующее:

1) При созревании каждого растения развивается цепь процессов, которые приводят в конце концов к выработке строго определенных продуктов, которые могут быть использованы для установления физиолого-химических признаков данного растения.

2) Физиолого-химические признаки аналогичны морфологическим признакам и могут иметь такое же значение для построения научной систематики растений, как и морфологические признаки.

3) Физиолого-химические признаки каждого растения изменяются при культуре растения в различных районах и притом определенным образом. В частности, для масел характерно ([3]):

а) пониженное содержание ненасыщенных кислот в мягких южных широтах и повышенное в северных холодных широтах и горных местностях;

б) изменчивость масел при культуре растений в различных районах вы-

ражается в указанном направлении; поэтому иодное число масел, полученных в мягких широтах, ниже, чем в северных широтах и в горах;

в) такая изменчивость химического состава относится как к чистым линиям растений, так и к смесям их, к популяциям, как это вытекает из наших опытов и опытов Н. Н. Иванова в 1923—1925 гг. ([9]);

г) при переселении растения в новые районы его химический состав изменяется в сторону местных сортов, которые являются для пришлых сортов как бы стандартными.

Что же такое физиолого-химические признаки растений? Они представляют собой весь аппарат клетки, ведущий к выработке определенных химических веществ. Состоит ли он из суммы ферментов, катализирующих реакции, идущих последовательно друг за другом, или реакции совершаются иным путем, пока безразлично. Физиолого-химическими признаками мы называем способность растения производить определенные химические продукты. Установление этого понятия мы считаем крайне важным для интересующей нас проблемы, так как понятие изменчивости неразрывно должно быть связано с понятием о том, что́, собственно, изменяется.

Отсюда вытекает и главная задача этой статьи: свести все бесчисленные факты изменчивости к определенным закономерностям; выявить причины изменчивости, показать ее неизбежность и направленность.

С 1916 г. начинаются поиски причины изменчивости; было ясно, что здесь прежде всего можно заподозрить влияние почвенных или климатических условий. В 1922—1923 гг. в этом направлении были получены новые факты. Изучая растение с малым содержанием веществ, мы нашли, что эти вещества способны исчезать из обихода растения при культуре в более южных или более северных условиях. Таково, например, исчезновение линоленовой кислоты у рыжика—*Camelina sativa* ([4]), в южных широтах (Полтава) 51° с. ш., тогда как в Москве (55°50′ с. ш.) эта кислота явственно образуется. Таких случаев можно найти много. Сюда относятся также и данные по сое, как это показали исследования проф. С. Ф. Юшкевича ([10]) (Смоленск); соевые бобы образуют линоленовую кислоту в южных широтах в количестве 3—2 и 1%, в северных широтах до 10—12%. Ее содержание правильно понижается к южным широтам, пока, наконец, в еще более мягких широтах она уже совершенно исчезает и перестает улавливаться химическим анализом. Понятно практическое значение этой работы для выделки, например, соевого молока; естественно, выгоднее брать сою южных районов, бедную линоленовой кислотой (запах олифы). Опыт 1923 г. с рыжиком и соей учит нас, что это сокрытие физиолого-химического признака растения может быть временным: переселяя рыжик или сою в северные широты, мы вновь вызываем появление этого, скрытого на юге физиолого-химического признака.

Мы делаем из этих наблюдений следующие теоретические выводы:

1) В каждом растении могут существовать скрытые физиолого-химические признаки, если мы исследуем его в одном каком-нибудь случайном пункте Союза ССР или земного шара.

2) Поэтому для познания истинной природы растения и его способности

производить полезные вещества необходимо исследовать растение в различных пунктах его ареала.

1924 г. принес новое для того времени понимание биохимической изменчивости сортов. Шатиловская опытная станция собрала со всего Союза материал по льну-кудряшу, от Приморья до Западной области и от Архангельска до Памира, для того, чтобы испытать его у себя. Целью этих испытаний было найти среди 164 сортов такие сорта, которые в Шатилове дали бы льняное масло с высоким иодным числом, пригодное для производства хорошей олифы. Селекционеры хотели отобрать такие сорта среди огромного разнообразия сортов льна. Результаты этих исследований оказались, однакоже, не в пользу селекционеров. Подавляющее большинство сортов приблизило химический состав масла (по иодному числу) к маслу местных сортов, некоторые же дали более низкое иодное число и лишь один сорт дал положительные результаты ([12]). К сожалению, опыт с этим единственным сортом не был подхвачен и повторен, а возможно, что в опытах станции на следующий год он не дал положительных результатов.

Желая более углубить опыт Шатиловской станции, мы изучили шатиловский материал в Москве на 3 географических градуса севернее Шатилова и в Днепропетровске южнее Шатилова на 4.5°. Результаты этого исследования полностью подтвердили наше положение: в Москве (55°50′ с. ш.) содержание линоленовой кислоты оказалось выше шатиловского; иодное число было выше на 3—5 единиц и сравнялось с московскими местными сортами; в Днепропетровске (48°30′ с. ш.), наоборот, оно было ниже и сравнялось также с местными сортами ([13]).

Одновременно мы совершили несколько дальних экскурсий и в том числе в горные места на Алтай (1926 г.), где собрали семена десятков новых дикорастущих видов. Сравнивая химический состав горных растений с химическим составом тех же растительных видов, произрастающих на равнине и в южных районах СССР, мы всегда констатировали одну закономерность: в северных широтах и в горных районах изменчивость химического состава всегда шла в сторону повышения содержания высоконенасыщенной линоленовой кислоты и иодного числа, в южных и мягких широтах в обратную сторону — понижения содержания высоконенасыщенных жирных кислот и иодного числа ([4]).

В 1926 г. появилась работа проф. Н. Н. Иванова ([9]), в которой лен, высеянный в Бакуриани (1670 м над уровнем моря), дал иодное число 179.35, равное московскому 180 ± 4, как и следовало ожидать теоретически.

Вся серия опытов с 1916 по 1926 г. дала ряд новых фактов и положений:

1) Химический состав льна-долгунца (северные широты) отличается от состава льна-кудряша (южные районы) большим содержанием ненасыщенных кислот.

2) Химический состав растений колеблется в очень узких пределах при культуре в одной и той же местности. Лишь в особенно холодное (1928 г. в Москве) или жаркое (1936 г. в Москве) лето химический состав растения отличается от обычного. Эти изменения не случайны: в холодное лето

состав меняется в сторону более северных широт, в жаркое — в сторону южных широт.

Постоянство состава льняного масла для Москвы выражается в иодном числе, равном 180 ± 4, для Ташкента равном 158 ± 5. Такое же «постоянство» состава характерно и для конопли, подсолнечника и других масличных растений для каждого района.

3) Южные широты благоприятствуют образованию насыщенных кислот и олеиновой кислоты, а северные и горные местности образованию линоленовой кислоты. На основании всех проделанных работ были установлены следующие закономерности в изменчивости химического состава растений, которые формулированы в основном биохимическом законе:

а) Каждый вид обладает способностью вырабатывать при постоянных внешних условиях масла постоянного состава, которые являются его физиолого-химическими признаками.

б) Каждый вид разделяет свои физиолого-химические признаки с видами, стоящими с ним в близкой генетической связи. Масла близких видов составлены из глицеридов сходных жирных кислот.

в) При изменении внешних условий существования состав масла каждого вида изменяется таким образом, что при передвижении вида к полярным областям в масле повышается содержание ненасыщенных кислот, при удалении к тропикам их содержание уменьшается.

г) С удалением генетической связи между видами нарождаются новые масла, новые физиолого-химические признаки, находящиеся в преемственном отношении к родоначальным.

Одновременно велись поиски причин, вызывающих изменчивость химического состава у растений. Их надо было искать во всем комплексе условий, влияющих на растения. Вопрос о почвенных условиях, влажности и минеральных удобрениях, как причине изменчивости химического состава растений, был решен мною в отрицательном смысле на основании одного опыта 1916 г., проделанного с минеральными удобрениями моей сотрудницей Р. Г. Окунь на Стебутовских сельскохозяйственных курсах. Эти опыты с масличными растениями (лен, рапс и др.), проделанные с огромной тщательностью, показали, что минеральные удобрения и навоз не вызывают изменчивости химического состава растений в условиях Новгорода. Состав масла при всех комбинациях минеральных удобрений был одинаковый.

Та климатическая теория изменчивости химического состава растений, к изложению которой я перехожу, является, может быть, несколько односторонней. Но и эта односторонняя теория принесла, однакоже, свои плоды в науке, позволив впервые дать действительную теорию изменчивости химического состава растений.

Не излагая здесь всех обоснований климатической теории по изменчивости биохимических признаков растений, так как она была напечатана в Журнале прикладной химии (1928 г., № 6) и Abderhalden's: Fortschritte der Naturwissenschaften. Neue Folge в 1929 г., мы дадим лишь кратко ее существенное содержание.

1) Из всех внешних влияний на изменчивость химического состава растений климатические факторы имеют наибольшее значение.

2) До сих пор удалось связать изменчивость главным образом с влиянием света, тепла и влажности. При этом влияние температурных условий особенно резкое.

Анализ влияния факторов климата на биохимическую изменчивость

Влияние света на биохимическую изменчивость еще не доказано с безусловною четкостью. Мы не имеем прямых данных о влиянии света или отдельных лучей спектра на изменение химического состава в безупречном виде. Этот важнейший физиологический фактор в жизни растения еще не уловлен, как фактор, влияющий на вторичные биохимические процессы ([12]).

На влиянии влажности на биохимическую изменчивость масличных семян особенно настаивал Н. Н. Иванов ([16]), указав, что в двух пунктах СССР повышенная влажность приводила к повышенному иодному числу, а именно:

В Детском Селе: при влажности почвы 30% иодное число льняного масла 181.8, а при 60% — 187.0.

В Каменной степи иодное число льняного масла 167,8, а при 60% — 170.6.

В. Н. Ручкин (Омск) проверил эти опыты в 1935 и 1936 гг. в вегетационных сосудах со льном, рыжиком и шандрой *(Exholzia cristata)*. Он сообщил мне следующую таблицу данных:

	Влажность почвы	Масла	Белка	1935 г.	1936 г.
а) Лен	30%	34.20%	40.6%	161.3	161.9
	60%	36.81%	33.32%	173.1	173.3
	80%	35.35%	33.71%	175.0	175.9
б) Шандра	30%	—	—	178.6	182.3
(*Exholzia cristata*)	60%	—	—	184.75	193.4
	80%	—	—	188.70	198.0

Изучая мероприятия по повышению иодного числа у льняного масла в Германии, Шмальфус ([18, 19, 20, 21]) также нашел, что повышение влажности в почве ведет к повышению иодного числа.

На основании своего опыта Шмальфус дает, однако же, своеобразное объяснение, что при более высоком содержании воды в почве растение испаряет ее больше и, следовательно, сильнее охлаждается. Таким образом Шмальфус объясняет повышенное иодное число при повышенной влажности также температурными условиями, т. е. влажность играет не первичную, а вторичную роль.

Влияние температурного фактора на биохимическую изменчивость растений выяснено с наибольшею очевидностью. За это говорят следующие факты:

1) Опыты 1915 и 1916 гг. в Москве и в Ташкенте.

2) Опыты 1924 г. на Шатиловской опытной станции, где одни и те же температурные условия влияли одинаковым образом на 164 сорта льна.

3) Опыты последующих годов с культурою шатиловского льна севернее (в Москве) и южнее (в Днепропетровске).

4) Бесчисленные наблюдения над понижением иодного числа от северных, суровых широт к южным, более мягким.

5) Опыт 1931 г. с культурою льна в оранжерее Victoria regia Гейдельбергского и Берлинского ботанических садов (благодаря помощи Иоста и Дильса) ([14]), причем лен дал масло с иодным числом, равным 92.3 (вместо 180). Атмосфера оранжереи с повышенной влажностью и насыщенная парами воды, как мы видим, не повлияла на повышение иодного числа, как это было в опытах Н. Н. Иванова и В. Н. Ручкина. Если принять объяснение Шмальфуса, то в тропической оранжерее с постоянной температурой, равной 25—30°, повышенное испарение воды не могло способствовать понижению температуры растения. Этот опыт также подчеркивает влияние температуры, а не влажности.

6) Опыты по влиянию континентального, более сурового по температурным условиям климата на химическую изменчивость растений показали, что, чем климат континентальнее, тем иодное число выше (Бийск, Барнаул).

7) Опыты со льном в горных условиях (Н. Н. Иванова) в Бакуриани также дали более высокое иодное число (179.35). Аналогичных опытов по алтайским материалам мы имеем достаточно. Они не дали ни одного исключения.

Таким образом широтные условия с юга на север, континентальные от Атлантического океана до Западной Сибири и горные от равнины вверх над уровнем моря, согласно подтверждают мысль, что более суровые в температурном отношении условия являются ответственным фактором, влияющим на образование ненасыщенных жирных кислот в семенах и на высоту иодного числа. Это наблюдение подтверждается исследованиями на многих десятках культурных и в особенности дикорастущих растений. Таким образом, если прямо или косвенно свет, тепло и влажность оказывают свое влияние на биохимическую изменчивость, то в климатических факторах найдены пока единственные факторы, влияние которых и в особенности влияние температуры чрезвычайно ясно.

8) Повышение иодного числа от северных климатов к южным строго закономерное; оно выражается у разных растений величиною, равною 1—3 единицы на 1 географический градус. Столь же закономерно повышается иодное число масла растения с подъемом культуры над уровнем моря.

Прямые опыты В. Н. Ручкина с понижением температуры в ночные часы путем охлаждения при нормальной температуре днем дали также повышение иодного числа у созревающего льна. Часть растений оставалась на воле при температуре 13—15°, а на другую в течение месяца с 18/VII по 19/VIII надвигалась на ночь кабинка. Температура под кабинкой была 6—7°. В резуль-

тате масло льна, созревшего под холодным прикрытием, имело иодное число на 5 единиц выше (169.3) созревшего в нормальных условиях (164.4). В холодное лето 1926 г. в Москве лен дал масло с иодным числом, равным 190 против обычного 180 ± 4. Здесь, несомненно, сказалось влияние низкой температуры. За температуру, как ответственный фактор растительного химизма, говорят наши опыты по намеренно запоздалым посевам со льном, имевшие целью продвинуть процесс созревания семян в более холодное время года ([22]). Позднее этот же опыт произвел и Шмальфус ([19]) и получил те же результаты. Обратное явление мы имеем при выведении ранних сортов растений, т. е. таких, у которых процесс созревания семян протекает не в холодные осенние дни, а еще в течение летних жарких дней. Таковы, например, ранние сорта подсолнечника Саратовской селекционной станции [Е. М. Плачек ([23])]. Их масло имеет необыкновенно низкое иодное число: 108—110 против нормального 125—128 для широты Саратова.

Итак, температура и ее изменения в течение лета или в течение суток являются фактором, наиболее ответственным за изменчивость растительного химизма. Она есть в то же время и причина изменчивости, потому что нетрудно видеть, что направленность изменчивости идет всегда в сторону, биологически полезную для растения, в сторону его приспособления к климату.

Мы нашли, таким образом, причины или по крайней мере одну из причин изменчивости химического состава растений. Климатическая теория оказалась в состоянии объяснить все бесчисленные, известные до сих пор факты, не находившие ранее себе объяснения.

До чего недостаточно было простого обладания фактами без их научного объяснения, свидетельствует заявление проф. А. Эйбнера на IV мюнхенском красочном съезде в 1929 г.: «когда экспорт льняного семени через рижский порт прекратился в 1914 г., Германия тщетно пыталась культивировать у себя лен рижского происхождения с целью иметь такое же хорошее масло для олифы, как и русское». Климатическая теория 1928 г. разъяснила безуспешность этих попыток: Германия сделала ту же работу, которую произвела Шатиловская станция в 1924 г. с 164 сортами льна. Климат Германии явился ограничивающим фактором.

Изменчивость химического состава растений не совершается при постоянной культуре растения в одном каком-нибудь районе, в одном пункте, и выше мы видели, что в таких случаях мы можем говорить об известном «постоянстве» состава растения.

Иначе обстоит вопрос, когда мы имеем дело с переселением растений в новые области с такими факторами современного сельского хозяйства, как натурализация и акклиматизация. В. П. Малеев так определяет эти понятия: «под натурализацией подразумевается интродукция растений в страны, обладающие весьма близким, почти тождественным комплексом естественно-исторических условий», и «под акклиматизацией следует понимать интродукцию растений в страну с более или менее отличающимся от его родины комплексом естественно-исторических условий и приспособление его к этим новым для него условиям существования». Как натурализация, так и акклиматизация широко применяются во всех странах, и потому мы должны

высказать свое отношение к ним с точки зрения климатической теории. Мы утверждаем, что натурализацию нередко весьма трудно отличить от акклиматизации, потому что найти почти тождественные естественно-исторические условия едва ли возможно [1].

Принимая нормальный случай натурализации, т. е. такой, когда комплекс новых естественно-исторических условий почти тождественен с условиями родины растения, мы не имеем какого-либо права заподозрить необходимость изменчивости химического состава растения. Иное дело при акклиматизации растений, когда растение переселяется в страну с другими внешними условиями, чем на родине, например в широко применяемом у нас осеверении культур при разведении яблони в Сибири, при разведении винограда, персика, абрикоса в Мичуринске, при распространении горчицы и подсолнечника в Московской области, при развитии сельского хозяйства на Кольском полуострове, в Якутии, в стране вечной мерзлоты и в десятках других случаев. Во всех случаях мы можем предвидеть на основании климатической теории химическую изменчивость растений и ее направленность.

Масличные растения оказались наиболее благоприятными объектами для построения климатической теории. Здесь мы ориентировались уже настолько прочно, что можем предвидеть качество урожая любого масличного растения в любом пункте нашего Союза и за его пределами, мы можем, далее, не только предвидеть качество урожая, но также и состав масла семян на любой стадии их созревания [2].

Но климатическая теория распространяется на изменчивость химического состава не только жиров, но и белковых веществ, эфирных масел и пр.

К сожалению, молодая теория не успела еще накопить столь же убедительных и богатых данных в этом направлении. Повидимому, д-р В. И. Нилов решил вплотную подойти к проблеме влияния климата на изменчивость эфирно-масличных растений. Мы можем такое решение только приветство-

---

[1] Средняя температура за вегетационный период может быть «почти тождественной» в двух сравниваемых пунктах (например 22° С) или сумма температур и вегетационный период в три месяца (100 дней) — 2200°, но распределение температур может быть и не аналогичное. Например, 22° может составляться из дневных и ночных температур в 20 и 24°, 18 и 26°, 16 и 28° и т. п., а так как растение реагирует на температуру особенно сильно, то при равномерной температуре его химизм будет протекать в одном направлении, а при разных температурах иначе. В результате и конечные продукты будут различными при кажущемся сходстве средних температур.

[2] Пусть нам дано задание развить культуры льна в Якутской области. Требуется знать, как пойдет развитие маслообразовательного процесса и какого качества будет масло зрелых семян. Зная резко континентальный климат Якутии, резкую смену дневной и ночной (короткой ночи на севере летом) температуры, сравнительно большую влажность и холодную почву, мы предвидим, что 1) процесс созревания льна в Якутии будет более коротким; 2) схема маслообразовательного процесса будет иная, чем в Москве, а именно — фаза образования олеиновой кислоты резко сократится и количество ее будет меньше, фаза же образования линоленовой кислоты увеличится и ее образуется больше, чем в Москве; в результате масло будет иметь максимальное иодное число. Качество масла в незрелых семенах льна будет отличаться от московского повышенным содержанием линоленовой кислоты. Такое задание реализовано автором. Во время работы в Благовещенске на Амуре оно было подхвачено многими агрономами и педагогами и в 1938 г. намечен уже ряд пунктов, где будет испытан посев льна с учетом качества масла в урожае.

вать. Что касается изменчивости алкалоидов, то мы имели уже случай указать ряд фактов, свидетельствующих, что количественные отношения между важнейшими алкалоидами мака (*Papaver somniferum*) меняются при культуре в разных странах. Директор алкалоидного завода Гренцах-Баден проф. Ад. Грюн сообщил мне, что завод предпочитает советский опиум турецкому и персидскому, так как советский богаче морфием.

М. А. Губерниев произвел недавно исследование глицинина — белка из семян сои, которую он культивировал под разными широтами. По его анализам глицинин сои в различных климатических условиях содержит различные количества тирозина, триптофана и других аминокислот.

Плодоводам известно, что яблоко одного и того же сорта в различных районах нашего Союза имеет различный состав и свойства. Так, антоновка Горьковского края содержит меньше сахара и больше кислот, чем в Алма-Ата, где в ней больше сахара и она менее стойкая при хранении. Также разного состава и коричневое яблоко в Москве и в Петрозаводске, где оно может сохраняться до нового года.

Люцерна в Узбекистане дает 4—5 урожаев за лето; так как колебания дневной и ночной температуры на протяжении 8 месяцев бывают неодинаковые, то мы должны допустить, что химический состав люцерны всех урожаев неодинаковый. Таким же различным химическим составом должны обладать и корнеплоды и клубнеплоды, ягоды и грибы на огромном пространстве их ареалов.

Мы разобрали выше фактический материал по изменчивости химического состава растений и указали на причины этой изменчивости: они заключаются во влиянии климатических факторов.

На этом мы можем закончить наше исследование и подвести итоги сказанному выше.

Бесчисленные факты изменчивости химического состава растений, не находившие себе ранее объяснения, получают его теперь в климатической теории. Климатические факторы: свет, тепло и влажность — вот главные причины, вызывающие изменчивость. При всякого рода переселении растения в новые климатические условия химический состав растений изменяется. Наиболее ответственным фактором, вызывающим изменчивость растений, является температурный фактор климата, он проявляет себя одинаково и в природных и в искусственных условиях [1].

Изменчивость имеет вполне определенное направление для каждой группы веществ; так, изменчивость жиров совершается строго закономерно по географическому правилу, изложенному выше: в холодных и суровых климатах образуется максимальное количество линоленовой кислоты, а в мягких и теплых — олеиновая и насыщенные кислоты.

Как только растение переселяется в постоянные естественно-исторические условия, его химизм делается более или менее устойчивым и постоянным.

---

[1] В настоящее время мы работаем над доказательством влияния химических веществ растений на их форму.

Заключение

1. Настоящая работа представляет собою результаты тридцатилетнего изучения закономерностей изменчивости растительного химизма и выявления причин, обусловливающих эту изменчивость.

До сих пор наиболее глубоко указанная изменчивость исследована на растительных маслах. Изучая шаг за шагом изменчивость маслообразования в растительном мире, мы разработали географическое правило и выяснили совершенно определенно причины изменчивости маслообразования. При всестороннем изучении маслообразовательного процесса в широтном, долготном и высотном (горном) направлениях удалось с полною бесспорностью доказать, что при всех возможных условиях культуры растений ответственными за изменчивость химизма растения являются климатические факторы и главным образом температурные условия. На этом основании была предложена климатическая теория изменчивости растительного химизма.

2. Уже сейчас мы имеем доказательства того, что образование и других растительных продуктов — белков, углеводов, эфирных масел, алкалоидов, подчиняется законам изменчивости, формулировка которых станет возможной лишь при упорном и настойчивом углублении климатической теории. Эти исследования стоят на ближайшей очереди, им следует уделить максимальное внимание, чтобы еще более укрепить климатическую теорию, оказавшую ценные услуги науке и практике.

3. На основании вышеизложенного я предлагаю учредить лабораторию эволюционной биохимии, задачей которой явится дальнейшее углубление климатической теории и проблем эволюции органического вещества в растениях.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Частное сообщение J. Wijs'a 1929 г. (автора иодного числа Вийса).
[2] Иванов С. Л., Физиологические признаки растений, их изменчивость и наследственность и отношение к эволюционной теории, сообщ. Бюро частн. растениеводства, 1913 и 1914.
[3] Иванов С. Л., Учение о растительных маслах, 1923.
[4] Иванов С. Л., Скрытые физиолого-химические признаки растений, Труды прикладн. ботаники, т. 13, вып. 2, 1924.
[5] Иванов С. Л. и Соковнина Н. И., Растительные яды и яды для растений, Ученые записки фак. естествознания МТПИ, с. 45, 1936.
[6] Иванов С. Л., Образование и превращение масла растений. Диссертация 1911—1912 гг. Изд. Моск. с.-х. ин-та.
[7] Иванов С. Л., Физиологические опыты по созреванию семян, сообщ. Бюро частн. растениеводства, № 2, 1916.
[8] Иванов Н. Н., Изменчивость в химическом составе масличных растений в зависимости от географических факторов, Труды прикл. ботаники, т. 16, 1926.
[9] Juschkewitscs S. F., Russisches Sojabahnenoel. Fettchem. Umschau, т. 17, 1933.
[10] Дарвин Ч., Происхождение видов, изд. Лепковского, с. 100, 1907.
[11] Иванов С. Л., Климаты земного шара и химическая деятельность растений, Журнал прикл. химии, № 6, 1928.
[12] Фриз Г., Избранные сочинения.
[13] Иванов С. Л., Химия жиров, 1934.
[14] Иванов С. Л., Основной биохимич. закон эволюции органического вещества, Труды прикл. ботаники, т. XVI, в. 3, с. 89—112, 1926.

[15] Иванов Н. Н., Об исследовании изменчивости химического состава растений, Социалист. растениеводство, № 4, с. 147, 1932.
[16] Ручкин В. Н., Частное сообщение из подготовляющейся диссертации.
[17] Schmalfuss K., Umwelt und Ernährung der Leinpflanze in ihre Beziehung zum Sättigunsgrad des Leinöls, Fette und Scifen, II, 31, 1937.
[18] Schmalfuss K., Zusammenhänge zwischen der Mineralsalzernährung und der Faser beim Lein. Der Forschungsdienst. Sonderhft. 6, 1936.
[19] Schmalfuss K., Experimentelle Studien zur Physiologie um Ernährung des Leins im Hinblick auf die Aubsildung von Faser. Bodenkunde und Pflanzevernährung, I, 1936.
[20] Michel H., Über die Abhängigkeit der Beschaffenheit des Leinöls von der Mineralsalzernährung der Pflanzen. Angew. Botanik, 17, 1935.
[21] Иванов С. Л., Факторы маслообразовательного процесса в растениях, Труды Всесоюзного съезда по селекции и генетике, Ленинград, 1930; см. также Industrie- und Gewerbeblatt, № 7, 1929.
[22] Воробьева Н. Ф., Труды Саратовской селекц. станции, 1934.
[23] Rochleder K., Die Phytochemie, 1858.
[24] Малеев В. П., Теоретические основы акклиматизации, с. 8—10, 1933.
[25] Goddes W. F. and Lehberg F. H., Survey of the oil content and iodine value of western Canadian flaxseed. Grain research laboratory. Winnipeg, Manitoba, 1935.

S. L. IVANOV. CLIMATE VARIABILITY OF CHEMICAL COMPOSITION IN PLANTS

SUMMARY

The present work summarizes the results of thirty years of research work concerning the laws of variability of the chemical behaviour of plants, and aiming at the elucidation of the factors governing this variability. Up to date, this chemical variability has been studied most completely with regard to vegetable oils. Studying the variability of oil-formation in the vegetable kingdom step by step, we have set up the «geographical rule» and clearly defined the causes underlying variability in oil-formation. A careful study of the process of oil-formation in different latitudes, longitudes and altitudes has brought convincing proof, that climatic factors and in the first place the conditions of temperature are responsible for the alterations of the chemical state of the plant under most widely differing conditions of cultivation. On this basis the Climatic theory of chemical variability of plants has been proposed.

Evidence is already available, that the formation of other vegetable substances-proteins, carbohydrates, essential oils, alcaloids,— complies equally to laws of variability, for the elucidation of which steady and persistent work on the climatic theory is required. These are the next studies to be carried out in future and they necessitate the utmost attention in order to strengthen the climatic theory, which has already served an important service to science and practice.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathematiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

Н. Н. ИВАНОВ

О СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Статья указывает пути и новые биохимические методы, которые дают возможность ускорить селекцию на создание ценных сортов растений, содержащих высококачественное сырье. Автор охарактеризовывает сорт с биохимической стороны и указывает, что сорт выявляется в реагировании на окружающие условия и в динамике развития и послеуборочного дозревания. Он придает большое значение оценке сортов с точки зрения качественных химических показателей и считает, что биохимик должен принять прямое участие в синтезе таких новых растений, которые обладали бы не только суммой полезных хозяйственных признаков, но и содержали бы качественно ценные химические соединения: полноценные белки и необходимые для жизни витамины. Далее, он описывает методы своей лаборатории, дающие возможность определять химические вещества семян в части семени без потери всхожести этих семян и указывает на широкую возможность применения этих методов для ускорения селекции на химический состав.

Введение

Биохимия растений является молодой дисциплиной. Используя методы физиологии и химии, она еще недавно выявила свои пути исследования и создала большой экспериментальный материал, который и был положен в основу этой науки.

Первый этап биохимии был посвящен установлению общих закономерностей превращения веществ в растениях. Экспериментатор для объяснения образования, накопления и исчезновения органических веществ пользовался самыми разнообразными растениями: бактериями, дрожжами, грибами и высшими растениями. Исследователя интересовало в основном найти сходства и различия в химизме разнообразных групп растений и сравнить их с биохимическими особенностями животного организма.

Но очень скоро, наряду с потребностью установления общих биохимических закономерностей, выявилась необходимость охарактеризовывать с биохимической стороны не вообще растение, а определенные группы растений, виды, разновидности, сорта. Это направление было выдвинуто благодаря тому, что промышленность и сельское хозяйство стали предъявлять все более и более повышенные требования к качеству растительного сырья. Для этого в Союзе были созданы многочисленные лаборатории, поставившие своей задачей давать биохимическую характеристику как растительного, так и животного сырья. В настоящее время мы уже располагаем в этой

части большим экспериментальным материалом, позволяющим сделать ряд обобщений.

По части изучения растениеводческой биохимии мы еще в 1929 г. высказывались за то, что необходимо «создать особую биохимию сортов или частную биохимию». Совершенно ясно, что если селекция отбирает сельскохозяйственные растения с максимальным выходом питательных, высококачественных веществ, то биохимик должен выявить причины, вызывающие изменения в химизме отдельных форм и сортов растений, и не только выявить, но и овладеть этим явлением и направлять процесс формирования в них веществ. Изучение биохимии сортов культурных растений оказалось очень плодотворным; переход к изучению сортов не отвлек биохимика от разъяснения общих вопросов биохимии, а, наоборот, изучение частной биохимии дало ценный материал для общей биохимии. Изучение дало возможность глубже понять и ближе подойти к объяснению процессов образования и превращения веществ в растении. Благодаря тому, что для технических целей подробно изучались различные ячмени в процессе солодования, мы теперь хорошо знаем основные биохимические процессы при прорастании семян; всестороннее изучение сахарной свеклы дало возможность объяснить ход накопления сахаров и роль инвертазы при этом накоплении, изучение табачного растения дало богатый материал для понимания роли алкалоидов в растении и т. д.

Таким образом биохимическое изучение растений в сортовом разрезе, преследуя вначале практические цели, явилось очень плодотворным направлением для выяснения руководящих проблем биохимии.

Об элементах химической систематики растений

Прежняя систематика растений основывалась главным образом на морфологических признаках. Даже системы растений, носящие названия естественных и базирующие свои выводы на эволюционном учении организмов, говорят в основном об эволюции форм, и под наследственностью обычно понимают процесс воспроизведения организмом его форм. Но совершенно ясно, что эволюция организмов состоит не только из эволюции форм, но также и из физиологических признаков и химических веществ, составляющих организмы. И если химический состав растений обычно почти не используется при построении систем растений, то это объясняется в основном малой изученностью этого вопроса. Это теперь становится все более и более понятным.

Сравнительное биохимическое изучение организмов, начиная от одноклеточных и кончая высшими, дало нам в настоящее время богатый материал к пониманию эволюции химических веществ в организмах, дало возможность отыскать у низших организмов те «кирпичи», которые у высших идут на построение сложных химических соединений, обладающих новыми специфическими физиологическими признаками. Достаточно сказать, что в химический состав фермента каталазы, широко распространенный во всех организмах, начиная с бактерий, входит тот же железопорфириновый комплекс, что и в состав гемоглобина. Недавно Курту Штерну удалось выделить

из каталазы гемин, который им был использован для синтеза гемоглобина. Таким образом удалось осуществить превращение фермента в гемоглобин, кровяной пигмент высших животных. Мы знаем, как существующий в белковой молекуле тирозин превращается в гормоны тироксин и адреналин у высших животных, а у растений (*Ephedra*) появляется близкое к адреналину по строению и действию новое вещество эфедрин. Эволюция химических веществ в органическом мире является одной из увлекательных областей современной биохимии. Мы пока еще ничего не знаем о химических изменениях в процессе эволюции основных веществ клетки, но должны признать, что с этой изменчивостью связаны и накопление бесчисленных веществ клетки и строение клеток и самих организмов. Производя сравнительные изучения высших и низших растений, мы можем констатировать последовательность появления в них новых веществ; так, например, мы знаем, что появление алкалоидов, эфирных масел и каучука связано с возникновением на земле покрытосемянных растений.

Из этих фактов давно уже выявлялось стремление связать нахождение определенных веществ с определенными систематическими формами растений. Но на этом пути встретились затруднения. Относительно нетрудно оказалось находить среди различных групп растений сходства и различия в морфологических признаках. При известной изощренности человеческого глаза, да еще вооруженного лупой, а иногда и микроскопом, можно легко определить эти признаки и на их основании строить систематику растений. Иное дело получилось, когда попытались найти соотношения или приурочить к определенным формам растений определенные вещества. Прежде всего выяснилось, что методы химического анализа растений даже в настоящее время, не говоря уже о прошлом времени, оказались недостаточными для нахождения химических отличий, в особенности между близкими формами растений, а между тем здесь дело заключается не в том, что этих отличий нет, а в том, что наши биохимические методы недостаточно чувствительны, чтобы обнаруживать эти качественные отличия. Кроме того, как на это указал еще Рохледер (1854), во всех растениях есть белки, целлюлоза, а во многих крахмал и щавелевая кислота; мы знаем, что каждая клетка имеет ядро или ядерные вещества, химическое различие которых мы еще окончательно не выяснили. Ввиду этого для химической характеристики и для обнаружения отличий исследователю приходится прибегать к специфическим веществам, но и они часто встречаются в очень отдаленных систематических формах растений; так, например, кумарин имеется у *Melilotus officinalis* L. (семейство бобовых) и у *Asperula odorata* L. (мареновые); кроме того, иногда вещества совершенно отсутствуют в одном из близко стоящих растений, как на это обратил внимание Рохледер, и, значит, не могут служить систематическими признаками. Правда, мы знаем, что целые семейства, как, например, бобовые и злаки, имеют белки, характерные по качеству или количеству аминокислот для всего семейства, мы знаем алкалоидные семейства, например маковые, эфирно-масличные, губоцветные, но мы должны помнить также и о большом ряде фактов, которые не дают нам возможности подвести химические показатели под систематическое

положение растения. Нам известны виды растений, у отдельных сортов которых выпадают пигменты. Достаточно сказать, что у одних сортов батата («Морковный») есть каротин (по данным Мурри), у других белых сортов он отсутствует. Морковь (*Daucus carota*) содержит у одних сортов большое количество каротина («Валерия»), у других каротин отсутствует (сорт «Зеленоголовая»), у третьих имеется, кроме каротина, также и антоциан, отсутствующий у первых двух сортов. По данным Нилова, вид *Ocimum canum* содержит в главной составной части эфирного масла метиловый эфир коричной кислоты, между тем этот же вид, совершенно идентичный по морфологическим признакам, в качестве главной части содержит камфору и не содержит и следов метилового эфира коричной кислоты. Находя качественные отличия в эфирном масле *Artemisia Dracunculus* различного происхождения, Нилов считает, что эти отличные формы являются гибридами или мутантами и что химические признаки «должны явиться не менее вескими доводами за то, чтобы считать эти формы самостоятельными видами». Этот крайний взгляд, ставящий в основу систематического положения химический признак и притом состав эфирного масла, явно нецелесообразен. По этому принципу мы должны были бы отнести к различным видам красную, белую и антоциановую морковь. Вообще нельзя ставить во главу диагностических систематических признаков растения эфирные масла уже вследствие их распространения только у некоторых растений. Несомненно, самым верным подходом к нахождению систематических отличий по химическому признаку является применение белковой преципитиновой реакции. Известно, что ботанику Метцу удалось благодаря этой реакции, основанной на химическом родстве белков исследуемых растений, построить новую систему растений, несколько отличную от систем, в основу которых положены морфологические признаки. Это является ценным подходом уже благодаря тому, что в основе его лежит самое основное вещество клетки — белок, несомненно несущий в себе для каждой группы даже близких организмов специфические черты. Но при отличии сортов растений даже такая чувствительная преципитиновая реакция нам помочь не может, так как здесь не получается различия в осадках.

После Рохледера, который приводил роды и семейства, содержащие одинаковые химические вещества, неоднократно предпринимались попытки связать химические признаки с существующей морфологической систематикой. Упомянем о попытке А. В. Благовещенского связать наличие в растениях циклических соединений алкалоидов и эфирных масел со степенью эволюционного развития растений. По мнению этого автора, тенденция к накоплению этих соединений характеризует архаические по своей структуре и угасающие формы растений. Не говоря уже о диалектической невыдержанности такой постановки вопроса об угасающих группах растений, этот подход не дает нам материала для общих закономерностей, так как ни эфирным маслам, ни алкалоидам мы еще не можем найти места в метаболизме растений. Мы считаем, что совершенно неправ В. И. Нилов, который говорит об алкалоидах и эфирных маслах: «Те закономерности, которые оказалось бы возможным показать на этих веществах, уже могли бы служить доказательством существования более общих закономерностей в биохимии орга-

низмов». Между метаболизмом белка, с которым мы связываем ход основных жизненных процессов в организме, и накоплением алкалоидов и эфирных масел лежит бездна, которую мы в настоящее время перешагнуть не в состоянии.

Упомянем еще о попытке С. Л. Иванова (1924) рассматривать масла как физиолого-химические признаки, которые образуются параллельно с морфологическими признаками растений. Автор приводит ряд данных, когда ему удалось показать, что, например, эруковая кислота ($C_{22}H_{42}O_2$) характеризует целое семейство крестоцветных; им же даются указания о химическом составе масел определенных родов и видов растений. Ряд наблюдений С. Л. Иванова над наследственностью и изменчивостью растений приводит его к выводам, которые оказываются неверными на практике; так, он пишет: «Если наследуемый вид дает семена, богатые маслом, то большинство шансов за то, что и другие виды этого рода богаты маслом». Мы не можем подтвердить этого положения. Ермаков нашел у *Lupinus mutabilis* в среднем 17% масла, а другие виды этого рода *L. angustifolius* и *L. luteus* содержали всего 4 — 4.5% масла; да и существование родов с высокой масличностью в семействе бобовых, например *Soja, Arachis,* не дает права относить бобовые в целом к масличному семейству.

Таким образом все попытки обосновать систему растений на основании отдельных химических признаков не имеют общего характера. И только система, которая положит в основу различий белок, может, при дальнейшем изучении, претендовать на всеобщее признание. Но и это возможно будет в том случае, если для определения различий в близких растениях мы будем иметь другие реакции качественного различия белка, еще более чувствительные, чем преципитиновая реакция.

Пока же биохимику, изучающему культурные растения, приходится изучать морфологическую систематику растений, так как в основном род, вид, сорт и чистая линия являются пока морфологическими понятиями; необходимо под эти морфологические признаки подводить биохимическую основу с тем, чтобы в дальнейшем суметь построить систему растений на основании биохимических признаков.

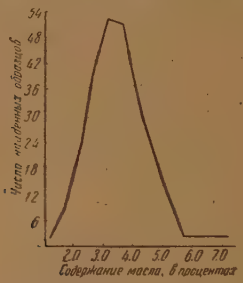
О количественных химических признаках

Ход изучения химической эволюции организмов приводит нас к необходимости признать, что между очень близкими систематическими единицами, между сортами, чистыми линиями, а часто и между отдельными индивидуумами чистой линии, имеются качественные различия. Но, как было сказано выше, мы не имеем еще чувствительных биохимических методов, которые дали бы нам возможность устанавливать эти различия. Ввиду этого нам приходится, подходя к близким систематическим единицам, довольствоваться количественными различиями, и только в редких случаях мы имеем возможность наблюдать качественные различия.

Приведем пример количественных отличий по маслу у некоторых видов рода люпина (*Lupinus*), полученных А. И. Ермаковым на большом количестве отдельных образцов.

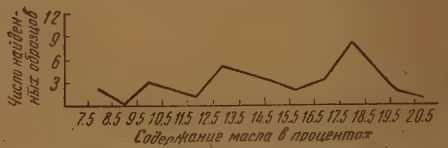
Виды	Процент масла в семенах	
	в среднем	колебания
L. angustifolius	4.0	3.3—8.5
L. luteus	4.5	3.6—9.4
L. albus	8.5	6.6—14.1
L. mutabilis	17.0	7.7—20.0

Ясно, что, найдя количественные отличия между видами, мы, преследуя нахождение высокомасличного люпина, начинаем изыскивать эти формы внутри наиболее масличного вида.



Фиг. 1. Амплитуда изменчивости количества масла среди образцов *L. angustifolius*

Более того, изучив большое количество образцов каждого вида люпина на содержание масла, мы строим кривые изменчивости масла, характеризующие каждый вид; по ходу этих кривых мы можем предсказать, внутри каких видов мы можем рассчитывать получить высокие масличные образцы. Из прилагаемых двух кривых изменчивости масла у *Lupinus angustifolius* и *L. mutabilis* мы видим, что только второй вид представляет для нас в этом отношении практическую ценность (фиг. 1 и 2).



Фиг. 2. Амплитуда изменчивости количества масла среди образцов *L. mutabilis*

Приведем еще данные нашей лаборатории (Попова и Сосенская) о количественной изменчивости по роду *Cucumis* (дыня) и *Citrullus* (арбуз).

Виды	Отношение фруктозы к глюкозе	Процент сахарозы на сырой вес	Процент пектина на сухой вес	Сумма гемицеллюлозы + клетчатки в процентах на сухой вес
Дыни				
C. eu-melo	1 : 1	2.3 —7.0	1.08	2.5 —6.7
C. microcarpus	0.7 : 1	1.0 —2.3	5.0	9.8
C. flexuosus	0.6 : 1	1.18—0.74	3.79—4.9	8.31
C. chinensis	0.6 : 1	0.31—0.4	6.3	—
C. agrestis	0.2 : 1	0	8.2	15.7
Арбузы				
C. edulis	1.4 : 1	0.5—5.5	0.68	1.39
C. fistulosus	0.4 : 1	Следы—1.5	4.70	11.26
C. colocynthoides	0.2 : 1	0—0.4	13.6 —20	19.92
C. colocynthis	—	0	9.1	13.9

Приведенные примеры дают возможность говорить о количественных отличиях видов и связать переход от культурных видов дыни и арбуза к диким видам с уменьшением фруктозы и сахарозы и увеличением пектинов и суммы гемицеллюлоз и клетчатки.

Одной из задач биохимии культурных растений и является, как иллюстрируется на приведенных примерах, нахождение биохимических отличий между видами и сортами.

Мы могли бы указать и на другие не менее отчетливые примеры различий. По данным Прокошева, у рода картофель так колеблется содержание белка на сухой вес: *S. tuberosum* 10%, *S. andigenum* 24%; в плодах хлопчатника содержание госсипола колеблется от 1.28 у *Gossypium hirsutum* до 0.15 у *Gossypium herbaceum* (М. И. Смирнова).

Таким образом количественные химические признаки могут быть использованы для характеристики вида и сорта в качестве систематических показателей.

Сортовая биохимическая изменчивость

Биохимик от характеристики видов переходит к сортам, чистым линиям и к отдельным экземплярам растений и стремится среди них обнаружить сходство или отличие в химическом составе. В основном биохимику приходится иметь дело с сортами.

Все знакомство с химией растений приводит нас к убеждению, что в накоплении запасных веществ растения обладают большой пластичностью. На обширном материале мы могли постоянно убеждаться, что количество веществ является для сорта генотипическим признаком. Форма реагирования отдельных сортов на одинаковые внешние воздействия оказывается различной в смысле накопления веществ, свойственных именно данному генотипу. Только благодаря этому мы можем говорить о сортовой биохимии и рекомендовать определенные сорта как наиболее продуктивные для данных внешних условий.

Большая количественная биохимическая изменчивость у отдельных сортов неодинаково распространяется на все вещества и органы клетки. Достаточно сказать, что для веществ протоплазмы и ядра количественные колебания невелики; во взрослой клетке протоплазма и ядро мало меняются, но количество хлоропластов клетки и содержание в них хлорофилла и желтых пигментов уже подвержено значительным изменениям. Еще большие колебания имеются в содержании веществ, которые растение запасает впрок для развития нового растения. В семенах и клубнях накапливается запасных веществ во много раз больше, чем надо для того, чтобы проростки растений могли приступить к самостоятельному питанию. Этим обстоятельством пользуется селекционер для того, чтобы еще больше увеличить в семенах и клубнях количество этих питательных веществ. Растительная клетка накапливает иногда в огромном количестве и такие вещества, которые не являются для нее в прямом смысле питательными веществами. Достаточно привести пример. Так, найдено:

14% аскорбиновой кислоты на вес мякоти шиповника (Букин);
7% эргостерола (провитамин D) у дрожжей (Гейдушка и Линдер);
3.87% алкалоидов в листьях *L. polyphylus* (Смирнова);
10% глюкозида-арбутина у бадана (Якимов) и т. д.

Нам непонятно такое большое накопление веществ, но совершенно ясно, что нам необходимо знать пределы изменчивости всех веществ, потому что те и другие вещества могут быть нами использованы.

На основании большого материала нашей лаборатории можно заключить о различной степени и пределах химической изменчивости групп веществ. Пределы изменчивости основных запасных веществ семян у белков, жиров, углеводов значительно меньше, чем у алкалоидов, глюкозидов и витаминов. Это очень важное обстоятельство должно быть учтено селекционером, так как по первой группе основных веществ труднее производить сдвиги в сторону увеличения веществ.

Достаточно указать, что по данным А. И. Ермакова (1935), произведшего исследование по амплитудам изменчивости, оказалось, что колебание в сортах из одного пункта

Масла у подсолнечника	от 42	до 57%	Алкалоида у люпина	от 0.005	до 1.8%
„ у клещевины	„ 48	„ 70%	Кумарина у донника	„ 0.03	„ 1.5%
Белка у пшеницы	„ 12	„ 22%	Провитамина А (каротина) у моркови	„ 0	„ 67.0 мг%
Крахмала у пшеницы	„ 59	„ 67%			
Белка у гороха	„ 20	„ 35%			
Крахмала у гороха	„ 23	„ 48%			

Эти данные позволили сделать заключение, что химические вещества, являющиеся основными запасными веществами, имеют гораздо меньшую амплитуду изменчивости, чем дополнительные, и что в последней группе мы можем получить и большие накопления и практически свести их к нулю. Последнее обстоятельство имеет большое значение для селекции.

Для нахождения различий между сортами исследователями неоднократно привлекались ферменты. Более того, ряд авторов считали, что содержание ферментов можно связать с наличием определенных хозяйственных признаков сортов; так, Сухоруков связывает количество пероксидазы с иммунитетом, Прокофенко и Пронин активность каталазы — с раннеспелостью сорта, Рубин и Наумова раннеспелость сортов у редьки и моркови ставили в параллель с повышенной активностью ферментов, Опарин более высокую сахаристость наблюдал у сортов с повышенной синтезирующей инвертазой, Оканенко различал сорта свеклы по содержанию протеаз и т. д. Недавно Букин также связывал сохранность витамина С в сортах плодов и овощей с содержанием в них окислительного фермента — аскорбиназы. Определяя количество мг окисленной аскорбиновой кислоты в 1 час и беря для этого 1 г сырого вещества плодов, он определил силу аскорбиназы в таких единицах:

Капуста белая	от 1.06 до 4.2
„ брюссельская	18.3
„ листовая	7.2
Яблоки	2.1—9.0
Черная смородина	0
Шиповник	0
Апельсины	0

Этот признак содержания аскорбиназы в плодах и овощах может явиться диагностическим, так как он показывает сохранность антицынготного витамина при хранении в лежке, при сушке и консервировании.

Недавно М. И. Смирнова (1934) показала, что активность пероксидазы у сортов сои может быть увязана с ее ранне- и позднеспелостью.

Сила пероксидазы, по Баху-Збарскому

Сорт сои	Приморский участок	Ростовский участок
Хабаровская позднеспелая . . .	55.2	77.5
Ставропольская раннеспелая . .	9.2	7.6

Такие яркие ферментативные показатели сортов, да еще полученные в различных географических условиях, несомненно могут явиться диагностическими для различных сортов. При изучении специфических ферментов можно ожидать еще большего их использования для отличия сортов растений.

Сорт и окружающие условия

Когда мы выявляем высокобелковые и высокомасличные сорта, то мы говорим, что эти свойства являются наследственными. Но химические признаки сорта проявляются только в определенных условиях среды. Наследуется не сам по себе признак высокобелкового сорта гороха, а свойства растительного организма реагировать на воздействия внешней среды, т. е. почвы, удобрений, влаги, длины дня, солнечной радиации и т. д. Задача исследователя заключается в том, чтобы суметь поставить сорта в такие условия, в которых они могли бы выявить свою индивидуальность. Например, климатические условия юго-востока Союза таковы, что в них в значительной мере происходит стирание химического состава у различных сортов пшеницы; так, обычно получалось белка в Саратове для различных сортов пшеницы 18—19%, между тем как по географическим посевам Н. И. Вавилова мы получили значительные колебания в содержании белка в пшеницах в других климатических пунктах, например:

Пункт	Сорт	
	Содержание белка, в процентах	
	„Псевдогостианум“	„Гордеиформе“
Пушкин (под Ленинградом) . .	15.7	11.5
Саратов	18.9	19.6

При продвижении к северу сорта резко выявились по содержанию белка, между тем как засухоустойчивые условия юго-востока стерли эти различия. Даже в одном и том же пункте за различные годы, когда меняется содержание осадков, сорта реагируют на внешние условия и изменяют свой

химический состав. Так, в Красном Куту за два года — 1926 (влажный) и 1927 (сухой) — получились в двух сортах ячменя такие данные по белку:

Сорт ячменя	1926 г.	1927 г.
„Грушевский"	11.6	15.8
Рудольф Бетге	14.2	17.4

За сезон засушливого 1927 г. разница в сортах ячменя оказалась меньшей, чем в 1926 влажном году.

Таким образом сортовые химические показатели выявляются на определенном агрофоне и связываются с условиями азотистого питания. В отношении многих бобовых растений (горох, чечевица, вика) мы могли констатировать почти полную независимость химического состава семян от географических и почвенных факторов. Один и тот же сорт гороха дал в Архангельске 27.18%, в Москве 28.12% и в Саратове 27.85% белка. Это мы объяснили тем обстоятельством, что бобовые получают азот от клубеньковых бактерий и независимы от азота почвы. Большой химический материал сортов культурных растений дал нам возможность установить и другие закономерности в реагировании сортов различных культурных растений на внешние условия. Одним из факторов, снижающих содержание белка зерен злаков, является увеличение влажности почвы и продвижение культур к северу. Эти моменты имеют сейчас у нас особое значение ввиду ирригации земель Поволжья и установки по продвижению пшеницы в северные районы. Само собой разумеется, мы очень заинтересованы в таких сортах, которые в условиях увлажнения и севера обладали бы меньшей степенью реагирования в смысле снижения белка, а что это так, видно из вышеприведенного примера с пшеницей, когда сорт «Гордеиформе» при переходе из Саратова к Ленинграду снизил процент белка на 8.1% (19.6—11.5), а «Псевдогостианум» на 3.2% (18.9—15.7). Вообще же значительное снижение (до 7%) при продвижении с юга на север наблюдается у твердых пшениц и меньшее (2—4%) у мягких. Задача исследователя—отыскать такие сорта, которые при изменившихся внешних условиях меньше снижали бы белок. На урожае 1935 г. М. И. Княгиничев наблюдал, что пшеница «Персикум» № 11891 дала в Пушкине (под Ленинградом) 17.49% белка, в Валуйках 18.12% белка, т. е. почти не произошло снижения при продвижении с юга на север.

Приведенные данные говорят о возможности подыскания высокобелковых сортов пшеницы для севера. Эти сортовые отличия в накоплении белка, несомненно, связаны с различной скоростью поступления азота в наливающееся зерно. Н. Ф. Писаревский (1926), например, наблюдал, как сорт «Эритроспермум» накапливает азот быстрее в первые дни сравнительно с сортом «Грекум». Эти же вопросы подбора различно реагирующих сортов возникают у нас при изучении поведения сортов на поливных землях.

Еще на материале государственного сортоиспытания Н. Н. Иванов (1926) наблюдал, что при поливе значительно увеличивался урожай и незначитель-

но (от 18.58 до 18.18%) снижался процент белка. Кобелев под Ташкентом, давая полив после цветения у различных линий *Tr. vulgare graecum*, не наблюдал уменьшения белка сравнительно с неполивной делянкой. Опыты биохимической лаборатории ВИР (Сапожникова) показали, что дача воды пшенице в стадии кущения, в условиях Средней Азии, не ведет к снижению белка.

Сорта	Условия полива		
	Без полива	Полив в стадии кущения	Полив в стадии выхода в трубку
„Грекум" 0289	20.2	18.3	19.7
„Мильтурум" 321 . . .	18.6	18.6	19.2

Несомненно, что различия в накоплении белка связаны с ранне- и поднеспелостью сортов — сорта в разное время образуют свои органы и благодаря этому получают почвенный азот в различном количестве. Этим обстоятельством необходимо воспользоваться для того, чтобы, давая воду в разные фазы развития, добиться неснижения белка в зернах пшеницы. Регулируя количество воды, мы можем подобрать такие сорта, которые, давая высокий урожай, не снижали бы высокого качества белка пшеницы. Конечно, придется подбирать не из тех сортов пшениц, которые там были, так как, по словам Делиникайтиса, «наши сорта, селекционированные на засуху и недостаток питания, окажутся мало приспособленными для орошаемого земледелия».

Сорта отличаются и по реагированию на внесение удобрений в различные сроки. Мы знаем, что внесение азотистого удобрения вызывает накопление белка в зерне злаков. Но Герике (1927) при внесении азотистого удобрения вместе с посевом наблюдал, что сорта пшеницы «Дартс Империаль» и «Фулькастер» даже снижали содержание белка в зерне. Рессель и Бишоп (1933) наблюдали, что у одних сортов ячменя азотистое удобрение увеличивало, а у других даже несколько снижало содержание белка. По данным Мьежа (1933), минеральные удобрения на одних сортах значительно увеличивают содержание клейковины, на других не оказывают действия. По Удольской (1933), различные методы агротехники и сроки посева сказываются неодинаково на различных сортах.

Различие сортов в реагировании на внешние условия заставляет исследователя знать для каждого сорта те условия, при которых он лучше развивается и дает максимум питательных веществ. Прежний подход к культурному растению, без учета индивидуального поведения сортов по отношению к даче воды и удобрений в определенные фазы развития, должен быть оставлен. Растениеводство выдвигает сорта для определенных районов Союза, и крайне важно с биохимической точки зрения, чтобы они могли проявить свои индивидуальные биохимические качества. Приведем пример. В. В. Арасимович, Артемьева и Павлова на средне-азиатском отделении ВИР получили для двух сортов льна в опытах с поливом такие данные:

Условия опыта	Иодное число	
	Промежуточный сорт	Кудряш
Без полива	166.6	170.7
Четыре „	165.8	178.3

Эти данные еще раз говорят о том, что, используя условия агротехники и подбирая сорта, мы можем получить высокое качество масла даже в таких районах, как, например, Средняя Азия, где прежде считалось, что климатические условия не дают возможности получить высыхающего масла у льна. Если для выявления высокого иодного числа в Ташкенте приходилось прибегать к поливу, то на севере для различных сортов может сыграть большую роль длина вегетационного периода. По данным А. И. Ермакова, иодные числа у льнов в одном пункте могут колебаться:

Урожай в Пушкине (под Ленинградом)

Происхождение льна	Яровизированный или неяровизированный	Иодное число
Хива—позднеспелый	Яровизированный	187.3
	Неяровизирован.	188.4
Палестина—скороспелый	Яровизированный	172.2
	Неяровизирован.	175.3

Итак, длина вегетационного периода может иметь решающее значение для высокого иодного числа. Если бы эти образцы льна были высеяны в условиях короткого вегетационного периода и в засушливых условиях, мы, конечно, не получили бы высокого иодного числа у хивинского льна, и между этими образцами не было бы такого различия. Засушливые условия как бы стирают сортовые химические отличия, и это имеет место не только для химических признаков, но и для содержания ферментов. Так, А. И. Опарин (1937) наблюдал, что при поливе в условиях Крыма и Ташкента полусахарная и кормовая свекла отличается от сахарной исключительно высокой активностью инвертазы; в засушливых условиях это различие не так велико. Это еще раз указывает на то, что для выбора сортов надо их испытывать в возможно более различных климатических условиях; ввиду сказанного географические опыты ВИР по испытанию сортов по пунктам всего Союза имеют особое значение,— они дали возможность биохимику указать наиболее продуктивные для районов сорта культурных растений. Климатические факторы так влияют на растения, что семена их отличаются не только по накоплению химических веществ,— в них изменяется скорость прорастания, в них меняется содержание ферментов. Так, по данным нашей лаборатории (М. И. Лишкевич), зерна ячменя по содержанию ферментов значительно отличаются в зависимости от происхождения.

Пункты	Сила ферментов, по Баху и Опарину	
	Каталазы	Амилазы
Пушкин (под Ленинградом)	8.5	20.7
Москва	2.7	15.2
Красный водопад (под Ташкентом)	0.6	6.0
Бакуриани (горный пункт, высота 1820 м, Закавказье)	14.1	26.4

Активность ферментов, как биохимических показателей, снижается с продвижением к югу. Высокое содержание ферментов на севере и в горных южных пунктах мы объяснили физиологической недозрелостью зерен. Но содержание ферментов колеблется по годам в одном и том же пункте в зависимости от условий погоды. Растениеводы в настоящее время придают все большее и большее значение происхождению семян, так как внешние условия созревания семян оказывают на их физиологию и химию большое влияние; высеянные в одном пункте семена одного и того же сорта, но различной репродукции, дают различный урожай и качество зерна.

Даже накопление витаминов приходится связывать с суммой окружающих факторов. По данным нашей витаминной лаборатории (Л. Г. Гомоляко), все сорта томатов в Харькове содержали в 1934 г. в 1½ раза больше аскорбиновой кислоты сравнительно с сортами, высеянными под Ленинградом. Но мы не можем утверждать, что в этом повинны географические условия,— повторение этого опыта в 1936 г., когда в Ленинграде было исключительно солнечное лето, привело к тому, что в сортах томатов аскорбиновой кислоты в Майкопе оказалось меньше, чем в Ленинграде. Следует отметить, что, по данным нашей лаборатории (Т. Н. Кузнецова), семена одного и того же сорта гороха («Конек-Горбунок»), выращенные в одном и том же пункте (под Ленинградом), за разные годы накапливают в своей максимальной стадии неодинаковые количества аскорбиновой кислоты: при хороших климатических условиях 1936 г. 0.23 мг на 1 горошину, а в худших условиях 1935 г. только 0.15 мг. Значит, потенциальные возможности при прорастании семян одного и того же сорта будут различны, так как количество аскорбиновой кислоты сказывается на интенсивности дыхания прорастающего семени. Эти опыты дают нам указания, по какому пути должен итти биохимик, чтобы объяснить различное поведение семян чистой линии, репродуцированных в различных внешних условиях.

При оценке сортов в определенных внешних условиях среды мы должны расширить последнее понятие еще одним фактором. Оказалось, что горохи различного происхождения, высеянные под Ленинградом, не все заражаются клубеньковыми бактериями. Так, по данным З. Г. Разумовской, афганские сорта «Мушунг» № 1881 и № 1884 почти не образуют клубеньков в наших почвах; в редких случаях мы наблюдаем 1—2 клубенька, да и то, повидимому, с неактивными бактериями. Эти горохи, высокогорного происхожде-

ния, находят в северных широтах неподходящие условия для заражения, а может быть, даже в наших условиях нет соответствующих рас клубеньковых бактерий. Надо иметь в виду, что и небобовые растения получают связанный азот от бактерий-фиксаторов азота, находящихся в их ризосфере. Ввиду этого сортовые отличия злаков (кукурузы, пшеницы), в смысле большего накопления белка в зерне, могут быть связаны и с величиной их корневой системы и развития в ризосфере фиксаторов азота. Мы видим, что объяснение химического состава сортов зависит от многочисленных факторов, которые мы только теперь начинаем выяснять.

Мы имеем еще мало данных о том, как влияет на количество и качество веществ в культурах такой могущественный фактор, как яровизация. Мы приводили выше (см. стр. 1812) пример, когда яровизированный лен давал почти такое иодное число, как и контрольный.

Опыты А. И. Ермакова в 1936 г. под Ленинградом над аргентинскими и памирскими льнами, выросшими на коротком и длинном дне, после яровизации показали, что содержание масла в них мало изменилось сравнительно с контрольным (например, контроль 39.47%, яровизированное 40.8% и т. д.). Следует в дальнейшем глубже изучить химическую изменчивость яровизированных растений, так как этот метод все шире и шире входит в практику социалистического растениеводства.

Характеристика сорта в динамике развития

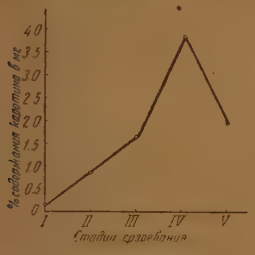
Сорта с биохимической стороны нельзя изучать только в стадии зрелости. Прежде всего время снятия плодов и уборка семян определяются по внешним признакам, причем часто урожай снимают или в технической, или в физиологической стадии зрелости, что еще больше затрудняет биохимическое сравнение сортов.

Ввиду этого полная биохимическая характеристика сорта может быть получена только в том случае, когда мы имеем не суммарный химический состав в стадии созревания, а ход кривых по накоплению и превращению веществ, со времени появления семян и плодов до конца созревания и далее, во время их лежки, когда они находятся в стадии так называемого послеуборочного дозревания. Дело в том, что часто различия между сортами могут выявиться только в динамике их развития. Изучение динамики превращения веществ при развитии и созревании имеет большое значение для познания данного вида и сорта. Известно, например, что некоторые вещества исчезают в семенах по мере развития. Так, во время созревания зерна пшеницы появляется большое количество (до 6%) левулозанов, дающих при гидролизе фруктозу; к концу созревания зерна эти соединения исчезают. Известно, что при созревании опийного мака в млечном соке сперва появляются алкалоиды в большом разнообразии, а затем к стадии созревания семян они исчезают. При созревании семян гороха накопленное в зеленой стадии количество аскорбиновой кислоты целиком исчезает при полном созревании семян. При созревании плодов убывают дубильные вещества почти полностью. Если же при созревании сортов идет накопление нужных веществ: белков, жиров, сахаров, витаминов, то надо знать, когда

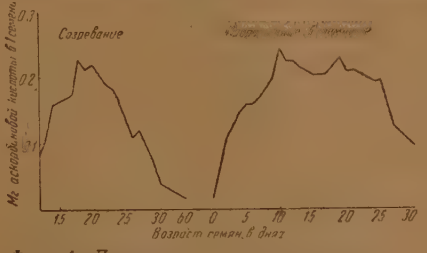
данное вещество достигает своего максимума. По данным нашей лаборатории (А. Н. Шиврина), при созревании перцев в них происходит накопление суммы сахаров и аскорбиновой кислоты в таком виде:

Вещества	В процентах на сухой вес	
	Хозяйственная зрелость	Физиологическая зрелость
Аскорбиновая кислота .	0.92	2.04
Сумма сахаров	24.5	34.3

Оказалось, что перец, употребляемый промышленностью для приготовления консервов, в стадии хозяйственной зрелости, содержит в 2 раза меньше аскорбиновой кислоты, если сравнивать со стадией физиологической зрелости. Ясно, насколько изучение динамики имеет значение для использования витаминного сырья. То же мы можем сказать и о превращении аскорбиновой кислоты и каротина в томатах. Достаточно обратить внимание на ход кривой



Фиг. 3. Содержание каротина в плодах томата сорта Притчард за время созревания



Фиг. 4. Динамика превращения аскорбиновой кислоты в семени гороха в стадии созревания (левая часть кривой) и в стадии прорастания (правая часть)

(фиг. 3), чтобы убедиться, что по мере созревания идет накопление каротина (провитамина А), которое в стадии, близкой к полной зрелости, достигает максимума, а затем в перезрелом томате значительно снижается. Таким же образом, наблюдая онтогенетическую изменчивость, В. И. Нилов для эфирномасличных растений находил наиболее продуктивную для использования стадию.

Во время созревания семян гороха накопление аскорбиновой кислоты идет по возрастающей кривой и достигает максимума 0.228 мг на горошину, или 46.2 мг % на свежий вес, затем идет быстрое снижение и уже через 10—11 дней после достижения максимума горох теряет 82% от максимального количества витамина, количество которого при полном созревании практически сходит на-нет, как это видно из фиг. 4. Совершенно ясно, что для целей консервирования необходимо установить этот максимум для того, чтобы наиболее продуктивно в витаминном отношении использовать горох. При этом важно отметить, что при последующем прорастании тех же зрелых семян в темноте образуется почти исходное количество — 0.22 мг аскорбиновой кислоты, как это можно видеть из правой части фиг. 4.

Установление наибольшей полноценности растения удается уловить, когда мы изучаем его в процессе развития. Для некоторых растений важно установить не только максимум накопления питательных, но и минимум вредных веществ, которые снижают пищевую и кормовую ценность растения. Например, для кормовых целей важно знать, как в динамике развития донника изменяется количество кумарина. Приведем данные нашей лаборатории (Р. Б. Гелчинская и М. А. Бордунова).

Содержание кумарина в листьях донника в динамике развития в процентах на вещество, высушенное при 35—40°

Стадия	Время взятия пробы	Процент кумарина
До бутонизации	22/VI	0.35
Бутонизация	3/VII	0.30
Цветение	16/VII	1.06
Полная зрелость (листья и стебли)	17/IX	0.09

К стадии полной зрелости почти целиком исчезает кумарин. В листьях люпина мы также наблюдаем максимум накопления алкалоида к стадии цветения и исчезновение его по мере созревания растений.

Е. П. Гусев и М. И. Вертела, наблюдая динамику накопления цианогенного глюкозида в сорго, пришли к выводу, что процентное содержание синильной кислоты с возрастом растения падает, доходя в период выбрасывания метелок до ничтожных количеств. Ясно, что для кормовых целей надо найти ту стадию, когда в сорго почти нацело исчезает синильная кислота. Даже в течение суток мы наблюдаем динамику превращения синильной кислоты в сорго. П. Н. Сафронов в биохимической лаборатории ВИР у оранжевого сорта сорго получил такие колебания в содержании синильной кислоты на сухой вес листьев:

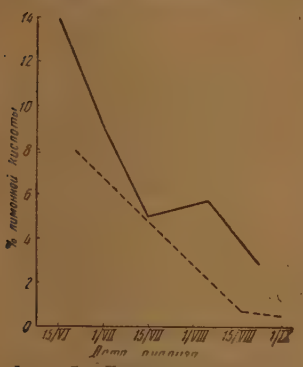
8 час. утра	111.8 мг %
2 часа дня	173.3 „
6 час. вечера	144.6 „

Он также показал, что после цветения количество цианогенного глюкозида достигает минимума. Эти факты изменчивости в процессе развития и даже в течение суток говорят о том, как велика роль синильной кислоты для самого растения, которое использует ее в качестве источника азота, на что имеются неоднократные указания в литературе.

Ход кривых превращения веществ в динамике созревания плодов дает возможность характеризовать виды и сорта. С. О. Гребинский в нашей лаборатории обнаружил у слив различные соотношения между инвертным сахаром и сахарозой на разных стадиях созревания плодов; по его данным, созревание слив-венгерок характеризуется параллельным накоплением инвертного сахара и сахарозы, у алычей при созревании все время идет подъем кривой сахарозы за счет уменьшения моносахаров, у ренклодов инвертный сахар, достигнув известной величины, сохраняется на этом уровне, а в конце созревания идет значительное увеличение сахарозы. Таким образом ход кривых накопления различных сахаров является систематическим признаком для слив.

Изучение индивидуального развития растения от зачатка до взрослого организма и сопоставление этого развития с закономерностями процесса эволюции давно, еще до Э. Геккеля с его биогенетическим законом, служили материалом сравнительного морфологического изучения. Это сопоставление придало эмбриологии исключительное значение. В последнее время, особенно благодаря работам Нидгема (Joseph Needham), в эмбриологию вошло биохимическое изучение; при развитии организмов изучаются не только морфологические, но физиологические и химические признаки. Нидгем установил тесное соприкосновение между палеонтологическими и биохимическими проблемами.

Онтогенетическое развитие не является простым отражением филогенетического. Изучая «онтогенетическую изменчивость» с биохимической стороны, мы, конечно, не можем установить последовательности определенных веществ в процессе эволюции, но биохимия дает уже в этом отношении ряд фактов. С. Л. Иванов, например, устанавливая более позднее появление в растительном мире непредельных жирных кислот, указывал, что в семенах льна



Фиг. 5. Динамика превращения лимонной кислоты в плодах алычи (——) и домашней сливы (- - -) в процентах на сухой вес

Фиг. 6. Содержание сахаров в плодах разных видов арбуза

Фиг. 7. Динамика сахаров при созревании плодов культурного арбуза с Белосемячко

непредельные кислоты образуются из предельных. Одним из таких случаев, где возможно было бы успешно применить изучение онтогенетической и филогенетической химической изменчивости, является изучение сравнительного превращения органических кислот у диких и происшедших из них культурных форм. Е. Ф. Левина у нас в лаборатории наблюдала динамику превращения лимонной кислоты у дикой сливы-алычи и у культурной сливы. Как видно из фиг. 5, у алычи количество лимонной кислоты при созревании падает от 14 до 2.6%, у культурной, которая произошла, возможно, в результате гибридизации алычи и терна, количество кислоты понижается от 8 до 0.6%. Онтогенетическая изменчивость лимонной кислоты у домашней сливы является одним из показателей происхождения ее от дикой, имеющей даже в конечной фазе своего развития высокое содержание кислоты. Изучение в нашей лаборатории динамики превращения сахаров при созревании арбузов, а также сравнительное изучение сахаров в плодах различных видов, начиная с дикого колоцинта и кончая культурным, привело М. А. Кудрявцеву к установлению параллелизма в накоплении сахаров в ди-

намике созревания культурного арбуза с содержанием сахаров в конечной стадии у различных видов арбузов. Схема превращения показывает, что глюкоза переходила во фруктозу, а затем из двух последних сахаров образовывалась сахароза. Как видно из двух диаграмм (фиг. 6 и 7), содержание сахаров в колоцинтах (дикарях) можно приравнять к соотношению в самых ранних стадиях развития плода культурного арбуза; следующий период созревания соответствует содержанию сахаров у арбузов вида *C. colocynthoides* и, наконец, еще более поздний — их соотношению у *C. fistulosus*. Мы не можем считать, что образование культурного арбуза шло от колоцинта к культурному непременно через цукатный и фистулезный арбуз, но параллелизм хода сахаров говорит за возможность такого превращения в процессе эволюции. Плодотворность подобного изучения биохимизма растений ясна сама собой.

Качественные отличия в биохимии сортов

Первым подходом к изучению биохимии сорта является определение в нем количеств белка, жира, углеводов, витаминов и т. д. Практик-селекционер обычно связывает с определенной культурой и качество получаемых из нее веществ. Но мы должны помнить, что качественные отличия растительных веществ селекционером и химиком часто понимаются по-разному. Селекционер отличает сахара по сладости. Фруктоза по степени сладости имеет (по А. А. Рихтеру) показатель 220, в то время как сахароза 140, а глюкоза 100. Ясно, что плоды и ягоды должны селекционироваться на более сладкие сахара и в первую очередь на фруктозу. В этом отношении химический анализ определения отдельных сахаров является для селекции совершенно необходимым. Но химик знает, что растения содержат сахара не той структуры, какую имеют сахара, уже выделенные из растений. Известно, что, для того чтобы сахар был усвоен и окислен в организме, он должен иметь более лабильную структуру, которая вообще характеризует так называемые «биосахара» и которая до сих пор не является расшифрованной. Несомненно, и виды и сорта могут отличаться по тонкой структуре сахаров, но мы в настоящее время не знаем еще методов для их обнаружения и определяем отдельно глюкозу, фруктозу, сахарозу и только по отношению к полисахариду крахмалу мы начинаем подходить к изучению его с качественной оценкой.

Еще сложнее обстоит дело с качественной оценкой белков. Селекционера интересуют такие белки пшеницы, которые давали бы нетемнеющую, упругую, эластичную клейковину, чтобы белок бобовых был заключен в семенах, которые легко разваривались, и т. д. Химик знает, что белки различаются и по растворимости и по составу аминокислот. Физиолог подходит к белкам еще со стороны качества аминокислот; белки, в которых нехватает, например, лизина, цистеина, относит к числу неполноценных. По части характеристики отдельных видов и сортов культурных растений в биохимической лаборатории ВИР был проведен ряд работ. М. И. Лишкевич показала, что в муке пшениц отношение глиадина к глютенину выражается в среднем:

У яровых	0.7
У озимых	1.0

Интересно, что при яровизации озимой пшеницы это отношение снижается (С. Д. Штейнбок) таким образом:

Озимая (из Польши)	1.06
Та же яровизированная	0.82

т. е. мы здесь имеем биохимическое изменение, происшедшее при яровизации.

Отношение гордеина к глютенину выражалось:

У двурядных ячменей	1.42
У шестирядных „	0.77

М. И. Княгиничев обнаружил, что азот глобулина относится к азоту глютенина у фасолей различного происхождения по-разному:

Американские	1.43—2.97
Азиатские	0.88—1.07

Хотя признак растворимости белков является ненадежным, он все же может быть с успехом использован для сортовой или групповой характеристики растения. Следует только помнить, что семена, которые изучаются на содержание белка, не должны храниться при повышенных температурах, так как, по данным Тадокаро, даже при температуре 30—60° происходит частичное денатурирование белка и изменение его растворимости в воде, 70%-ном спирту, поваренной соли и щелочи. В особенности надо принимать это в соображение, когда приходится сравнивать семена из южных районов, где эти семена подвергаются значительному нагреву, могущему вызвать некоторую денатурацию белков.

Другой путь исследования качества белка заключается в изучении его аминокислого состава. Тадокаро со своими сотрудниками показал, что существуют различия в строении белка между сортами риса. Так, исследуя белок оризенин, выделенный из семи образцов стекловидного и мучнистого риса, он нашел определенные различия между ними по содержанию лизина, гистидина и аргинина. А. Р. Кизель со своими сотрудниками выполнил ряд работ по анализу белков глиадина и глютенина трех чистых линий озимой пшеницы и, определяя в них пирозин и аргинин, он не обнаружил каких-либо различий. В дальнейшей работе (1934) А. Р. Кизель с сотрудниками определял белки листьев и клубней картофеля и нашел небольшие различия в аминокислом составе. Но по свекле и по арбузам эти различия уже оказались достаточно отчетливыми. У двух видов *Citrullus edulis* и *Citrullus colocynthoides* были выделены глобулины из семян, в которых оказалось такое содержание пролина и лизина:

	C. edulis	*C. colocynthoides*
Пролин	10.27	5.09
Лизин	7.5	4.85

М. И. Смирнова и М. Н. Лаврова (1934), исследуя глицинин трех сортов сои различной скороспелости и выращенных в двух пунктах Союза, не нашли заметной разницы в составе аминокислот. Ксонка и Джонс (1933) обнару-

жили в белке десяти разновидностей сои некоторые колебания в составе триптофана и цистеина. Так, разновидность *Mammoth* содержит триптофана 1.89%, а *Illini* 2.84%. Цистина *Illini* содержала 0.74%, а *Chiquita* 1.46%.

Следует отметить, что в проламине раннего янтарного сорта сорго Гофман и Гортнер (1930) не нашли триптофана, вследствие чего этот белок должен считаться неполноценным, так как триптофан, кроме того, что он нужен для построения белков животного организма, является исходным для выработки гормонов — тироксина и адреналина.

Исследуя состав белка у чистых линий гороха на содержание гистидина и тирозина, А. Р. Кизель, А. Белозерский и С. Скворцов (1928) не обнаружили в них заметных отличий. М. М. Кургатников в биохимической лаборатории ВИР обнаружил у сортов гороха такие различия:

Сорт	Аминокислоты	
	Лизин	Цистин
„Чудо Америки" . . .	6.23	1.29
„Аляска зеленая" . . .	3.41	0.82
„Абиссиния 3084" . . .	—	1.42

Вообще белки гороха относятся к полноценным, но содержат мало цистина. Здесь мы видим, что есть сорта («Абиссиния» 3084), содержащие почти вдвое больше цистина. Ясно, что при селекции на качество мы должны обратить внимание на создание полноценных белков в наших культурных растениях, используя гибридизацию как метод селекции.

Говоря о качественном различии сортов, мы должны были вовлечь для характеристики и содержащиеся в них крахмальные зерна. Если выделить крахмал из сортов и, не подвергая его клейстеризации, подействовать диастазом, то, по Кургатникову, через 18 час. осахарится крахмала в процентах:

Круглые горохи . . . . . 28—29%
Мозговые „ . . . . . 56—58%

Таким образом обнаруживается качественное различие крахмала между круглыми и мозговыми сортами гороха, которые отличаются также и по составу P_2O_5:

	P_2O_5, в мг %
Круглые горохи	5.7—6.1
Мозговые „	18.0—21.0

Выяснилось, что один и тот же сорт («Саратовский» 275), выращенный под Ленинградом, дает крахмал, осахаривающийся в 1½ раза быстрее, чем тот же крахмал гороха, полученного из Ташкента, причем температура клейстеризации крахмала была:

Ташкент . . . . . 71.5°
Пушкин (под Ленинградом) . . . . . 60.5°

Значит, по качеству крахмала горохи отличаются не только в сортовом, но также и в географическом разрезе.

Следует еще указать, что М. И. Княгиничев в последнее время обнаружил, что крахмал яровых ячменей клейстеризуется при 54—57°, а озимых при 47—51°.

Все эти подходы к изучению качества химических соединений культурных растений еще не много дали для нахождения различий между сортами, но они должны быть развиты в дальнейшем. Отрицательным моментом является то обстоятельство, что селекционеры почти еще не пользуются этими качественными показателями, отражающими структуру химических соединений. Селекционер ведет отбор на хозяйственные признаки: от пшеницы требуется нетемнеющая эластичная клейковина, дающая хороший подъем теста, от ячменя — высокое содержание крахмала и вкусное, пенистое пиво, от семян льна — масло, легко высыхающее на воздухе, от свеклы — не только высокий процент сахара, но и низкое количество так называемого вредного азота, мешающего кристаллизации сахара. До сих пор биохимик еще не перебросил моста между качественной оценкой по химическим и по хозяйственным признакам. Мы еще не можем по химическому анализу белков пшеницы и ячменя предсказать их хозяйственную ценность. Все-таки приходится выпекать хлеб и делать пробные варки пива для того, чтобы оценить сорта пшеницы и ячменя. Стремясь подвести химические показатели под хозяйственную оценку сортового материала, биохимик не должен упускать из вида внедрить в сознание селекционеров необходимость производить отбор на химические и физиологические признаки — белки должны быть полноценными, плоды и ягоды высоковитаминными и т. д.

Методы, ускоряющие селекцию на химический состав

Прогресс селекции растений на химический состав прочно связан с методикой. В прежнее время первобытная селекция обходилась без помощи химии: сахара определялись на вкус, эфирные масла — на обоняние, о содержании белка и крахмала судили по излому зерна. Но большая работа по химии культурных растений показала, что нельзя доверяться корреляции между внешними признаками и химическим качеством; так, по излому зерна ячменя нельзя еще сделать выводов об его пивоваренных качествах, и высокая стекловидность зерна пшеницы не целиком отражает ее хлебопекарные качества.

От селекционера в настоящее время требуется ускорение селекции до крайних пределов, так как социалистическое растениеводство ждет продуктивных и высококачественных сортов. Ввиду этого темпы селекционной работы должны быть значительно ускорены, и селекционер должен всецело использовать методы и достижения биохимии растений.

Самым главным достоинством такой биохимической методики должна явиться быстрота ее выполнения. В стадии массового отбора биохимические методы должны носить ориентировочный характер и для определения должно быть использовано очень мало материала. В этой стадии исследования важно ответить на вопрос об искомом веществе — «много», «мало» или «отсутствует». Здесь большую пользу может оказать применение метода красочных реакций. Селекционер использует рефрактометр и поляриметр для опре-

деления в соке суммы сухого вещества и сахара. Имеется быстрый массовый метод для определения масла («по остатку»), но еще нет быстрого метода определения азота и белка, так как метод Кьельдаля со всеми его модификациями является еще очень громоздким для селекционера. Нет надежных методов для определения малых количеств дубильных веществ; сапонин определяется с известной дозой вероятия довольно кропотливым методом гемолиза кровяных шариков крови, а небольшие количества соланина в различных томатах Зенгбуш определял, учитывая задержку роста гриба *Trichotetia rosea*. По учету малых количеств эфирного масла на живом растении имеется способ Нилова.

Биологические опыты на животных значительно осложняли работу по определению витамина С в растениях. Требовалось 100 дней для проведения опыта. В настоящее время мы пользуемся уже химическим методом Тильманса, улучшенным Букиным, что дает возможность в день делать несколько определений витамина С. Это дало возможность произвести работу (см. выше) по характеристике сортов на содержание витамина С и поставить вопрос о селекции плодов и ягод на витаминность. По определению провитамина А — каротина, также появился химический метод, который, после улучшения его Мурри, дает возможность ускорить изыскание растительных ресурсов, содержащих витамины А, и отыскивать сортовые отличия овощей по каротину. На примере быстрых химических методов определения витаминов можно видеть, каких хороших результатов можно добиться в селекции, используя биохимические методы. До сих пор селекционер использует химическую изменчивость сортов растений. Но даже из сортов растений можно выделить линии, имеющие различие в химическом составе. Выяснилось, что и отдельные растения и даже семена и плоды одного и того же растения могут значительно различаться друг от друга по химическим признакам. Эти изменения в составе плодов и семян одного и того же растения могут быть связаны и с различной степенью физиологической зрелости, не обнаружаемой на-глаз. Но наряду с такой изменчивостью мы можем встретиться с изменчивостью отдельных растений и даже отдельных семян, в которых отличия в химическом составе могут быть связаны с явлениями гибридизации или мутации.

Индивидуальные отличия в отдельных семенах стало возможным исследовать только после того, как удалось применить тонкую микрометодику. Этот путь получил известное значение после того, как в нашей биохимической лаборатории были предложены методы, дающие возможность брать пробу для анализа, не нарушая всхожести зерна, по отношению содержания алкалоидов масла и белков.

Совместно с М. И. Смирновой мы разработали красочную реакцию, которая дает возможность взять пробу семени, люпина, не нарушая всхожести. В результате применения этой быстрой пробы (свыше 1000 определений в день) удалось отыскать формы синего люпина с колебаниями от 2.5 до 0.005% алкалоида; последние формы оказались практически безалкалоидными, имевшими сладкий вкус. Эти формы сейчас размножены в Союзе и сохранили свои высокие качества.

А. И. Ермаков разработал количественный метод определения масла в пробе масличных семян весом 4—5 мг без потери всхожести этих семян. Он обнаружил колебания в масле арахиса (*Arachis hypogea*) в 32 семенах от 49.1 до 58.48%; в семенах чистой линии клещевины, взятой из различных растений, колебания в масле были от 59.0 до 73.7%. На чистом материале семян подсолнечника в 43 семенах были обнаружены колебания в масле от 35.7 до 65.2%, при этом семена, из которых были взяты срезы для определения масла, хорошо проросли и дали нормальные растения. Упомянутый метод дал возможность анализировать отдельные (целые) семена льна, имеющие вес 4—7 мг. Проанализировав 87 отдельных семян промежуточного сорта со средним содержанием масла 44.5%, Ермаков обнаружил колебания в содержании масла от 37.1 до 53.5%, причем было показано, что 2 семени из одного гнезда коробочки льна дают близкое содержание масла; это обстоятельство можно использовать для отбора на высокую масличность, т. е. одно семя можно взять для анализа, а другое проращивать. До сих пор не было метода, который позволял бы анализировать отдельные семена и их части для того, чтобы воспользоваться этими данными для отбора на химический состав.

Этот же подход позволил отбирать и высокобелковые семена. Биохимическая лаборатория ВИР находила сорта гороха, содержащие белка 20.5—21.4% («Виктория Гейне») и 34.9% («Чудо Америки»), а также, что внешние факторы почти не влияют на накопление белка этими сортами. Ввиду этого мы не ожидали найти заметной химической изменчивости между отдельными семенами одного и того же сорта. Между тем М. И. Княгиничев, применяя свой микрохимический метод определения сорта, нашел в отдельных семенах внутри сорта и даже внутри чистой линии такие колебания:

Сорт	Процент белка в отдельных семенах	Амплитуда изменчивости белка в пределах чистой линии
„Виктория Гейне" . . .	20.5—21.4	0.9
„Ред Стипуля"	12.0—21.8	9.8
„Чудо Америки" 493/1 .	22.5—34.6	12.1
„ „ 2414 .	33.4—46.0	12.6

Эти результаты показали, что чистая линия может состоять из индивидуумов, отличающихся между собой значительно по содержанию белка. Если это высокое содержание белка связано с генотипическими причинами, то мы должны получить из таких семян высокобелковые формы или наблюдать расщепление этого признака, если имеем дело с гетерозиготным материалом. М. И. Княгиничев показал, что можно брать из сухих семян гороха с помощью зубоврачебного сверла (бор-машины) небольшие пробы (9—25 мг), которые отображают химический состав семени; затем горошины, из которых была взята проба, проращивались на влажной фильтровальной бумаге.

Е. М. Журавлев высевал такие семена в теплице, получил урожай гороха и сравнивал содержание в них белка с бывшим в исходном семени (табл. на стр. 1824).

Когда автор имел дело с чистым сортом, то колебания белка в отдельных горошинах были невелики — 18—22% или 24—26%. Здесь можно видеть,

Наследование белка в семенах гороха

Сорт „Золотой"

№ семени	Процент белка в семени урожая 1933 г.	Процент белка в семенах с отдельных растений в 1934 г.	Процент белка в среднем в 1934 г.
7	19.17	от 18.13 до 22.75	19.66
60	24.56	„ 24.54 „ 26.85	26.10

что внутри чистого сорта имелись горошины с различным содержанием белка, который они сохранили и при посеве:

Было 19.17%, стало 19.66%
„ 24.56% „ 26.10%

Из приведенных данных видно, что индивидуальные изменения горошин даже чистого сорта могут быть использованы при отборе высокобелкового гороха.

Когда вместо чистого сорта был взят гибрид «Чудо Америки» × «Золотой», то в отдельных семенах, выросших в 1934 г., получилось большое расщепление.

	Процент белка	Колебания в процентах белка в семенах отдельных растений в 1934 г.
Семя исходного гибрида F_1 — „Чудо Америки" × „Золотой" 1935 г. . .	29.87	F_2 — 21.81 — 35.37

Во втором поколении происходит расщепление гибрида на высокобелковую (35.37%) и низкобелковую (21.8%) формы. Ясно, что, отбирая по семенам высокобелковый материал, мы в дальнейшем можем получить гомозиготный материал с более постоянным химическим составом и закрепить высокую белковистость. Но этим не исчерпываются результаты полученного опыта. До сих пор о чистом сорте и чистой линии чаще всего говорили как о морфологическом понятии. Но если мы среди семян сорта и линии имеем большие, наследственно повторяемые химические показатели, отличные друг от друга, то мы вправе утверждать, что константные по морфологическим признакам сорта не являются таковыми по химическим признакам, т. е. что они являются гетерозиготными, а значит, и не заслуживают названия чистых сортов и чистых линий. Таким образом предлагаемый нашей лабораторией метод позволяет вскрыть чистоту линий с химической стороны. Но даже такую, проверенную биохимически чистую линию мы не имеем права называть «чистейшей», так как она по другим показателям не может быть таковой. В настоящее время, благодаря подходу к отдельным растениям и даже к отдельным семенам, мы можем отыскать такие химические показатели, которые появились в порядке мутации и которые мы не заметили бы, если бы брали пробы из большого количества семян. Мы можем здесь уловить микрохимическим анализом те мелкие различия, через непрерывное накопление которых, по Дарвину, идет эволюция организмов. Ввиду этого в той большой работе, которую ведет селекционер, биохимик должен принимать участие с самого начала создания новых форм растений, так как иначе

очень ценный с химической стороны материал может оказаться неиспользованным в дальнейшей селекции.

Подход к анализу отдельных зерен дал возможность М. И. Княгиничеву (1936) показать, что в пределах колоска пшеницы увеличение процента белка связано с увеличением веса зерна, а у двурядных ячменей в зернах на одном колосе показать абсолютно почти одинаковое количество белка, которое в процентном отношении будет тем меньше, чем выше вес зерна. Таким образом обнаружено химическое различие родов *Triticum* и *Hordeum*.

Мы, конечно, не можем утверждать, что повышенное количество белка, жира, алкалоида в отдельных семенах будет часто наследоваться. Совершенно понятно, что ряд внешних факторов, имеющих место при созревании, может повлиять на химический состав семян. В таком случае только высевом этих семян и наблюдением за полученным в потомстве материалом мы можем окончательно выяснить генотипический или фенотипический характер этой изменчивости.

Химическое изучение отдельных семян без потери всхожести дает иногда разительные результаты. М. И. Смирнова произвела такой анализ отдельных семян *Lupinus angustifolium* (раса скороспелая Черниговская): в среднем эти семена содержат 33% белка, а из 60 экземпляров семян оказались колебания в белке от 22.5 до 55.6%. Этот же вид люпина, элитный безалкалоидный, содержащий всего 0.007% алкалоида, дал в отдельных семенах колебания в белке от 22.25 до 41.0%. Как высоко-, так и низкобелковые семена этих люпинов сейчас высеяны, и мы в дальнейшем выясним степень наследования высокой белковистости люпина и используем ее для селекционных целей.

О синтетической селекции на химический состав

Растениеводы располагают в настоящее время бесконечным количеством форм культурных растений и производят из них отбор наиболее продуктивных форм. Проходит то время, когда систематические единицы определялись только по морфологическим признакам. Н. И. Вавилов считает, что для установления видов необходимо принимать во внимание кроме морфологических также и физиологические, географические и экологические признаки. К сожалению, химические признаки еще недостаточно разработаны, для того чтобы они могли оказать здесь большую пользу. Отбор из вовлеченных в орбиту деятельности растениевода подходящих видов, экотипов, сортов и линий, о котором говорилось выше, конечно, не может удовлетворить тех больших требований советской селекции при разрешении стоящих перед нею сложных задач. Важно, конечно, обнаружить продуктивные и ценные с химической стороны растения, но важно не только удержать эти ценные признаки, но надо их улучшить, применяя индивидуальный отбор и используя все пути современной агротехники в широком смысле этого слова. История селекции свеклы на сахаристость, иллинойсские опыты с повышением белка и масла в кукурузе и ряд других примеров говорят, что селекция, опираясь на пластичность растения, не только в смысле изменения форм, но и веществ, делает и может сделать очень много.

Существует большое многообразие требований к селекционерам растений. Растениеводам надо иметь урожайные, засухо- и морозоустойчивые, скороспелые сорта, обладающие большой сопротивляемостью к заболеваниям. От пшеницы требуются мукомольные и хлебопекарные качества, от ячменя — пивоваренные качества, высыхающее масло — от льна, от гороха — высокобелковистость и легкая разваримость и т. д. Для разрешения этих задач биохимик должен дать селекционеру быстрые методы и помочь в химической характеристике как исходного, так и получающегося в процессе селекции материала.

Но есть еще очень важная область синтетической селекции, где для создания новых форм растения привлекается генетик и где изучается наследование признаков и их изменчивость. По Дарвину, два основных свойства обусловливают возможность эволюции животных и растений — изменчивость и наследственность, и нам, наряду с изучением химической изменчивости, необходимо знать и наследование химических признаков.

Теперь мы считаем, после ряда работ (см. литературу в статье В. В. Арасимович в этом сборнике), что химические признаки наследуются, так же, как морфологические, согласно закону Менделя. В задачи синтетической селекции входит соединить целый ряд и хозяйственно- и химически-ценных признаков в одном растении и освободиться от вредных и ненужных признаков. Скрещивая мягкую пшеницу с рожью и получая плодовитые гибриды, удалось обнаружить широкий формообразовательный процесс. Но ясно, что здесь дело идет не только о создании новых форм, а также об образовании комбинации веществ, направленной к увеличению количества одних и к уменьшению других, а возможно, в конечном счете, и к созданию новых соединений. Литература по наследованию химических веществ и по созданию новых сортов с ценными химическими признаками изложена в этом сборнике в статье В. В. Арасимович, которая сообщает о своей работе в биохимической лаборатории ВИР по закономерности в наследовании химических признаков у бахчевых. Здесь показана возможность получения формы арбузов и дынь с повышенной сахаристостью, с высоким содержанием фруктозы и сахарозы и возможность соединения ценных хозяйственных показателей, как скороспелость, лежкость, противостойкость к различным заболеваниям и засухе с высокой сахаристостью. Для этой цели потребовалось итти на скрещивание культурных сортов с дикарями, химические признаки которых при скрещивании часто доминируют. Особенно интересными оказались опыты В. В. Арасимович с получением в F_1 гетерозисного увеличения сахаров. Это увеличение в F_1 сахаристости, а также витамина С в нашей лаборатории наблюдала А. Н. Шиврина у перцев и томатов. Например, получены такие данные по витамину С у томатов:

Датский экспорт	26.0 мг %
Сан-Марцано	21.2 „
Гибрид	27.6 „

Также наблюдалось гетерозисное повышение сахаров и витамина С у гибрида перцев:

Сорт	Процент общего сахара	Витамин С в мг %
№ 639	6.0	236.2
№ 298 (Абхазия)	5.6	219.3
Гибрид	8.5	365.1

Таким образом гетерозисное увеличение сахаристости и витамина С может быть использовано в селекции; ввиду этого биохимические исследования надо вести в момент образования новых форм растений в процессе селекции, а не тогда, когда селекционер их отберет, основываясь на изучении только хозяйственных признаков. Иногда мы знаем, из каких форм синтезировался вид и сорт культурного растения. Так, недавно В. А. Рыбиным показано, что домашняя слива произошла в результате гибридизации терна и алычи. Е. Ф. Левина исследовала химический состав формы тернов, алычей, а также и домашней культурной сливы. Полученные ею данные являются в смысле наследования и закрепления химических признаков крайне поучительными. Приведем таблицу из ее еще не напечатанной работы.

Химический состав видов слив (*Euprunus* Koehne), исходных форм терна и алычи и происшедшей из них (по Рыбину) домашней сливы

Название вида сливы	В процентах от сырого веса		В процентах от сухого веса		
	Сумма сахаров	Процент сахарозы от всего сахара	Лимонная кислота	Дубильные вещества	Процент водорастворимого пектина от всего пектина
Терн					
P. spinosa	5.90— 6.86	8.25	0	4.94	80—97
Алыча					
P. cerasifera	2.84— 5.82	14—22 50—87	1.8—2.87	Следы	44—50
Домашняя слива					
P. domestica	5.48—13.08	26—73	0—2.6	Есть	50—90

Плоды культурной сливы объединяют свойства тернов и алычей. Алычи не содержат дубильных веществ, а терны — лимонной кислоты. Домашняя слива имеет высокое количество сахаров, высокий процент сахарозы, лимонная кислота у нее в зрелой стадии почти отсутствует, а в незрелой количество ее достигает 8% на сухой вес (см. выше фиг. 5), а дубильные вещества имеются только в незрелой стадии, исчезая при процессе созревания. При изучении культурной сливы в сортовом разрезе мы видим большое разнообразие форм, в которых можно встретить, в различных количественных соотношениях, черты терна и алычи. При изучении наследования химических признаков в процессе гибридизации крайне важно, как в приведенном выше при-

мере, чтобы исходные формы содержали отличные друг от друга вещества, тогда удается легче проследить их в последующих поколениях.

Итак, при скрещивании важно вызвать перекомбинацию веществ, закрепить в процессе селекции нужные из них и позаботиться о создании новых качественных показателей химических соединений.

Иногда необходимо соединить высокую масличность со скороспелостью. Так, *Lupinus mutabilis*, южная, высокомасличная (20%) форма, образует гибрид с *Lupinus pubescens*, который созревает под Ленинградом. В этом гибриде, вероятно, можно будет соединить и скороспелость с высокой масличностью.

Закономерности в процессе гибридизации можно устанавливать в том случае, если при скрещивании используется гомозиготный материал, иначе работа не дает положительных результатов. Гибридизация — могущественное средство в создании новых форм растений, но в этих новых формах должны быть изучены и химические вещества.

Исследователь, перестраивая природу, создает новые растения, наделяя их теми веществами и теми признаками, которые нужны человеку. Ввиду этого совершенно необходимо, чтобы в синтезе этих растений биохимик принял самое деятельное участие, ибо мы отдаем себе отчет, что один селекционер не сможет справиться с созданием таких растений, которые имели бы наибольшее количество наивысшего качества питательных или технических веществ. Биохимик со всем арсеналом своих методов должен занять ответственные участки в работе по селекции растений на химический состав.

Задачи и перспективы

Биохимик в настоящее время часто идет на поводу у селекционера, который устанавливает свои задания по отбору и переделке растений. Это происходит потому, что биохимику приходится включаться в работу по селекции на определенные хозяйственные признаки, а между тем биохимик может и должен проводить свои задания по переделке растений, основываясь на качественной оценке химических веществ.

Возьмем зольные элементы. Большая литература по содержанию их в культурных растениях говорит о большой изменчивости как суммы золы, так и отдельных элементов P, S, K и др. Известно, что озимые культуры содержат меньше золы, чем яровые, что, по данным Княгиничева, один и тот же сорт пшеницы «Цезиум 0111» в Ростове содержит золы на 44% больше, чем в Семипалатинске. Соя из Дербента содержала на 40% больше P_2O_5, чем в других местах Союза. Значит, на накопление единицы белка или крахмала одно и то же растение может потреблять неодинаковое количество золы. Кроме того, известно, что сорта пшениц в одном и том же пункте накопляют неодинаковое количество золы, а если принять во внимание, что при выделке муки обычно используется 25—30% того количества золы, которое было в зерне, то в будущем встанет, несомненно, вопрос о выведении таких сортов пшениц и других растений, которые потребляют в меньшем количестве такие дефицитные элементы, как фосфор и калий. Роль зольных элементов в растениях велика, но растения могут обходиться

меньшим содержанием золы, чем мы обычно наблюдаем. Селекционеру необходимо учесть и это обстоятельство. В пшенице содержится на 1 кг 54—84 γ (гамм) иода. Это — небольшое количество; для улучшения качества хлеба необходимо научиться вводить иод, а также и другие микробиогенные элементы в зерно растений. В последнее время W. O. Robinson, M. J. Horn, Hurd Karrer и др. указывают, что зерна пшеницы, гречихи и др. могут накапливать в себе селен, от 0.1 до 90 частей на миллион, и что благодаря этому клейковина пшеницы, в которой концентрируется селен, становится ядовитой для животных. Оказывается, что прибавка в почву серы сохраняет зерно от накопления селена. Конечно, селекционер должен знать те агротехнические приемы, которые избавляли бы пшеницы от вхождения в нее селена.

Качество белка расценивается селекционером с точки зрения хозяйственных признаков, между тем физиология определенно указывает на неполноценность многих растительных белков. Достаточно сказать, что белки клейковины содержат до 43% глютаминовой кислоты, которая животному организму не нужна в таком большом количестве, а между тем в этих белках имеется нехватка лизина. Недавно Гофман и Гортнер показали, что содержание лизина у различных белков пшеницы очень отличается друг от друга.

Вид пшеницы	Лизин в процентах
Triticum vulgare	0.57
„ spelta	3.07
„ durum	1.88
„ dicoccum . . .	2.95
„ monococcum . .	2.20

Глиадина Tr. dicoccum содержит в 5 раз больше, чем Tr. vulgare. Из этого вытекает проблема — путем синтетической селекции, скрещивая отдельные виды пшеницы, получить такие гибриды, которые обладали бы более полноценными белками.

Выше мы приводили опыты Кургатникова, который показал, что в белке из сорта гороха «Аляска зеленая» цистина получается 0.82%, а в белке сорта «Абиссиния 3084» 1.42%. Ввиду исключительного значения цистина (достаточно вспомнить об огромной физиологической роли глютатиона) может встать вопрос о селекции гороха на большее содержание в его белке цистина. Гофман и Гортнер у проламина сорго (сорт «Ранний янтарь») не нашли триптофана, а триптофан нужен и для построения животного белка и для превращения в гетероауксин. Нехватка тирозина делает также неполноценным белок, так как он является необходимым для синтеза гормонов (адреналин, эфедрин, тироксин).

Из этого вытекает вся важность вести селекционную работу по созданию форм с обогащенным содержанием нужных аминокислот.

В последнее время Л. А. Черкес указал на то, что при скармливании животным рационов с преобладанием зерен злаков (пшеницы, кукурузы, гречихи, риса, проса) и при снабжении всеми витаминами опыт все же приводит к патологическому процессу, у разных животных различному, в конце при-

водящему животных к смерти. Черкес констатировал присутствие в злаках токсиногенного фактора, тесно связанного с белками. Совершенно ясно, что биохимик должен совместно с селекционером выяснить и условия образования этих токсических веществ и должен создать формы, не содержащие этих веществ.

Наше растительное сырье содержит ядовитые вещества, например рицинин в клещевине, цианогенные алкалоиды в сорго, вике, клевере, госсипол в хлопковых семенах, эфирные вещества в кормовых растениях и т. д. Нашей очередной задачей является отбор на отсутствие этих веществ или во всяком случае на доведение их до минимума. Последнее заключение о необходимости удаления вредных веществ уже переходит из селекции дальнего прицела на очередную селекцию. Здесь, как и во многих случаях, решающую роль играет создание новых методов, которые выдвинули бы на очередь для разрешения вопросы тонкой химии растительного материала. Мы видели, что создание химических методов определения витаминов переносит в порядок сегодняшнего дня создание высоковитаминных плодов и ягод.

Заключение

Мы должны притти к выводу, что первый раздел селекции на химический состав, т. е. отбор ценных сортов из существующего разнообразия растительного материала, в настоящее время является в основном разработанным. Мы уже в общем знаем, как внешние факторы влияют на сорт, как сорта реагируют на дачу воды, удобрений в разные стадии развития. Сорт с биохимической стороны дает наилучшие результаты на определенном агрофоне. Биохимик указал и продолжает вырабатывать быстрые методы, с помощью которых должен итти отбор высокобелковых, высокомасличных, высоковитаминных и других ценных растений; также даны методы для качественного отличия химических веществ у отдельных сортов и намечены методы отбора форм растений, не содержащих вредных веществ. Хотя на этом пути предстоит еще большая работа, но уже налажен путь исследования этого раздела.

Второй раздел работы — закрепление и улучшение полезных химических признаков, идет в основном почти без помощи биохимика. Селекционер мало знает биохимию, и, наоборот, методы селекции недостаточно используются биохимией. Здесь помощь биохимика сводится к выработке более быстрых методов и обучению селекционеров, как ими пользоваться.

Третьим и самым ответственным разделом селекции на химический состав является синтетическая селекция. Биохимику трудно стать целиком генетиком и еще труднее генетику освоиться с биохимической наукой. Ввиду этого при создании новых форм растений должна быть комплексирована работа биохимика и генетика. Самые важные достижения часто получаются при исследовании на стыке двух наук. В новых высокопродуктивных сортах должны быть улучшены и изменены не только формы, но и вещества.

Селекционер не может работать без биохимика при синтезе новых растений. Биохимик же должен не только подводить биохимическую базу под работу селекционера, он должен взять на себя инициативу постановки во-

проса о переделке химических веществ растения и убедить селекционера в необходимости перехода к коренному изменению химизма растений, которое должно привести и к высокому урожаю и к созданию в них веществ высокого качества.

Выводы

1. Биохимическая изменчивость сортов культурных растений выявляется в основном на количественных признаках, так как для различения качественных показателей биохимия еще не имеет соответственных чувствительных методов.

2. Полученный биохимиком материал по биохимической изменчивости внутри вида дает возможность предоставить материал для систематики сортов, построенной главным образом на морфологических признаках.

3. Изучение амплитуды изменчивости как по основным веществам — белкам, жирам и углеводам, так и по алкалоидам, глюкозидам, витаминам и ферментам приводит к отбору сортов, для которых большее или меньшее накопление вещества является генотипическим признаком.

4. Для того чтобы сорт проявил свои специфические биохимические черты, необходимо его испытывать при различных внешних условиях и поставить его в условия, при которых он проявил бы свою индивидуальность, так как в ненормальных условиях развития могут стираться биохимические отличия сортов.

5. Накопленный в лаборатории опытный материал показывает, что сорта по-разному реагируют в смысле накопления питательных веществ на дачу воды, удобрений и агротехнические мероприятия, примененные в различные фазы развития растения. Это обстоятельство дает, например, возможность отобрать сорта, которые как в условиях увлажнения, так и при продвижении на север будут давать высокое содержание белка.

6. Превращение веществ при созревании и хранении семян и плодов ставит задачу испытания сортов в динамике развития для установления фазы, в которой нужное вещество накапливается в наибольшем количестве. Сравнение кривых превращения веществ может служить для биохимического отличия сортов.

7. Дальнейшим этапом является изучение качественных отличий химических веществ, входящих в состав сорта. Для этого используется признак растворимости белков семян в различных растворителях, содержание отдельных аминокислот в выделенных белках, скорость расщепления диастазом крахмала, температура, клейстеризация крахмала, скорость высыхания масла льна и т. д.

8. Для селекции на химический состав может быть использована не только сортовая изменчивость, но и изменчивость отдельных растений и даже семян.

9. Предложенные лабораторией микрометоды, дающие возможность определять в малых навесках масло и белок, могут быть использованы для определения этих веществ в семенах и даже части семян без потери их всхожести.

10. Наблюдаемая индивидуальная изменчивость в химическом составе отдельных семян говорит о том, что чистый сорт и чистая линия, основанная на морфологических признаках, не могут быть приняты в тех случаях, когда это не подтверждается химическими данными.

11. Используя микрометоды, биохимик должен в порядке синтетической селекции создать такие формы растений, которые обладали бы не только ценными хозяйственными признаками, но содержали бы полноценные белки и были лишены вредных алкалоидов и глюкозидов.

Биохимическая лаборатория.
Всесоюзный институт растениеводства.

Поступило
15. VI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Арасимович В. В., Артемьева М. Н., Павлова Н. А., Тр. по прикл. бот., генет. и селек. Серия 3, № 12, стр. 191, 1935.
[2] Гелчинская Р. Б. и Бордунова М. А., Тр. по прикл. бот., генет. и селек. Серия 3, № 5, 315, 1934.
[3] Гребинский С. О., Тр. по прикл. бот., генет. и селек. Серия 3, № 15, стр. 31, 1936.
[4] Гусев Е. П. и Вертела М. И., Тр. по прикл. бот., генет. и селек. Серия 3, № 15, стр. 177, 1936.
[5] Ермаков А. И., Соц. растениеводство, № 3, 1932, № 7, 1933.
[6] Ермаков А. И., Приземина З. П., Шарапов Н. И. и Шифрин Х. Б., Тр. по прикл. бот., ген. и селек. Серия 3, № 10, 1935.
[7] Журавлев Е. М., Тр. по прикл. бот., генет. и селек. Серия 3, № 15, 1936.
[8] Иванов С. Л., Учение о растительных маслах, 1924.
[9] Иванов Н. Н., Тр. по прикл. бот., генет. и селек., 20, 213—282, 1929.
[10] Иванов Н. Н. и Смирнова М. И., Инструкция по применению красочной реакции при искании безалкалоидного люпина. Прилож. к Тр. по прикл. бот., генет. и селек. № 54, 1932.
[11] Иванов Н. Н., Об изменчивости содержания ферментов в семенах и плодах, Соц. растениеводство, № 5, 6, стр. 57, 1933.
[12] Кизель А., Новиков В. и Сухоруков К., Тр. лаборатории по изучению белка, (1) : 15—85, Москва, 1931.
[13] Княгиничев М. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селек. Серия № 5. 273, 1934, № 15, 5, 1936; Соц. растениеводство, вып. 14, 1935.
[14] Кудрявцева М. А., Тр. по прикл. бот., генет. и селек. 23, вып. 2, 367, 1930.
[15] Матвеев Б. С., Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. Изв. Акад. Наук СССР, № 1, стр. 3, 1937.
[16] Нилов В. И., Соц. растениеводство, № 7, 1933 и № 11, 1934. Тр. по прикл. бот., генет. и селек. Серия 3, 1936.
[17] Опарин А. И., Биохимия, 2, вып. 2, стр. 132, 1931.
[18] Петинов Н. С., Тр. Комиссии по ирригации, вып. 8.. Издат. Акад. Наук СССР, 1936.
[19] Прокопенко Н. Е., Научно-агр. журнал, вып. 5—6, 1927.
[20] Пронин М., Научно-агр. журнал, № 7, 1928.
[21] Рубин Б. А. и Наумова Л. И., Тр. лабораторий агрохимич. и биохимич. овощей, стр. 153, 1936.
[22] Сухоруков К. Т., Журн. оп. агр., 8, 2, 1930.
[23] Csonka F. and Jones D, J. of agric. research, 46 (I), 51—57, 1933, 46 (I), 51—57, 1933.

[21] Hoffman and Gortner, Colloid symposium monograph, 2 (209), 1930, 2 (209), 1930.
[25] Kiesel, Belozersky, Agatow, Biwschich und Pawlowa, Z. phys. Chem., **226** (2—3), 73—86, 1934, **226** (2—3), 73—86, 1934.
[26] Kurt G. Stern, Биохимия, **2**, 213, 1937.
[27] Rochleder F., Phytochemie, Leipzig, 1854.
[28] Russel J. u. Bishop L. H., J. Instit. Brewing, **32**, 283, 1933.
[29] Tadokodo T. и сотрудники, J. Coll. Agric. Hokkaido Imper. Univer., **16**, 73, 1926, **19**, 93, 1927.
[30] Tadokodo T. and Yoshimura K., J. of the Coll. of Agric. Hokkaido Imper. Univer., **20**, 355, 1928.

N. N. IVANOV. THE SELECTION OF PLANTS ON THE BASIS OF CHEMICAL COMPOSITION

SUMMARY

1. Biochemical variability of the sorts of cultivated plants is manifested chiefly in quantitative indices, as the differentiation of qualitative characters is not yet possible, no sufficiently sensitive chemical methods being available.

2. The data obtained by the biochemist with respect to the chemical variability within the species supply an additional basis for the classification of sorts, at the present founded mainly on morphological features.

3. The study of the range of variability with regard to the principal constituents — proteins, fats and carbohydrates — as well as with respect to alcaloids, glucosides, vitamines and enzymes, leads to the choice of sorts, in which a more or less abundant accumulation of certain substances is a genotypic character.

4. In order to obtain a full display of the specific biochemical features of a sort, it must be tested under varied external conditions and placed in an environment adequate for the manifestation of its individual properties, as the biochemical differences between the sorts may be levelled in abnormal conditions.

5. Experimental data obtained in the laboratory demonstrate that different sorts vary in their response, concerning the accumulation of nutrient materials, to water supply, manuring and agrotechnical treatment applied at different stages of the plant's development. This phenomenon may be made use of, e. g. in order to select sorts accumulating a high content of proteins when cultivated in northern or excessively watered districts.

6. In connection with the chemical transformations involved in the ripening and storage of seeds and fruits it is necessary to submit the sorts to dynamic testing in the course of development with the purpose of establishing the stages of maximum accumulation of the substances desired. A comparative study of the curves of chemical transformation may serve for the biochemical differentiation of sorts.

7. A further step is the study of qualitative differences in the chemical constituents of a sort. For this purpose the following features can be made use of: solubility of seed proteins in different solvents, the aminoacid

content of the isolated proteins, the rate of diastatic desintegration of the starch, the temperature of paste formation from the starch, the rate of desiccation in linseed oil etc.

8. For selection aiming at improved chemical composition not only the variability of sorts, but likewise the variability of individual plants and even of seeds can be made use of.

9. Micromethods worked out in the laboratory, adequate for the determination of oil and protein in small samples, can be used for the determination of these substances in the seeds of even parts of the seeds without damage to their capacity of germinating.

10. Individual variability observed in the chemical composition of single seeds proves that purity of sort or strain should not be accepted unless it is corroborated by chemical findings.

11. The use of micromethods enables the biochemist to carry out synthetic selection of new forms of plants, not only valuable with regard to their economical properties, but containing proteins of high nutritive value and free from noxious alcaloids and glucosides.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

В. В. АРАСИМОВИЧ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ В НАСЛЕДОВАНИИ ХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У БАХЧЕВЫХ В СВЯЗИ С СЕЛЕКЦИЕЙ НА ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

В статье кратко излагаются результаты работы, ведущейся в течение нескольких лет биохимической лабораторией ВИР, по изучению закономерностей наследования химических признаков у дынь и арбузов. Выяснены общие закономерности в наследовании химических признаков; сахар, кислотность, клетчатка, пектины, белок, зола менделируют независимо друг от друга. Отдельные виды сахаров — глюкоза, фруктоза и сахароза наследуются также независимо друг от друга. В гибридах F_1 дынь и арбузов установлено в большинстве гибридов промежуточное наследование по сахарам, а у арбузов и по другим компонентам химического состава, часто с уклонением в сторону одной из родительских форм. Отмечены в F_1 арбузов и дынь случаи гетерозисного увеличения содержания сахаров и белка. В F_2 поколении гибридов установлено расщепление по содержанию сахаров, выявлена обусловленность сахаров полимерными генами, качественно различными у разных видов и сортов арбузов и дынь. В F_1 межвидовых гибридов арбузов доминирует химический состав менее культурных видов. Результаты химического исследования гибридов столовых дынь и арбузов с дикими и полукультурными их видами, обладающими хозяйственно-ценными признаками, указывают на возможность использования их в качестве исходных форм для синтеза новых сортов.

Изучение закономерностей наследования химических признаков у растений начато очень недавно; в этой области пока сделано не много. Это объясняется как малой изученностью закономерностей разных видов химической изменчивости, так и сложностью работы по химическому исследованию, отсутствием быстрых методов химического анализа и в связи с этим затруднениями при том большом масштабе работы, которого требуют химико-генетические исследования. Так же, как и изучение морфологических признаков, исследование химических проводилось на наиболее удобных для этой цели растениях. В связи с этим первые работы в этой области относятся к кукурузе (Pearl a. Bartlett, 1912; East a. Jones, 1920; Eyster, 1924; Lindstrom a. Gerhardt, 1926; Sosa-Bourdouil, 1935, и др.). Позднее были включены и другие культуры — табак (Hackbarth I. a. Sengbush, 1935), свекла (E. Bougy, 1933; Stehlik, 1933; Colin e. Bougy, 1932).

Не излагая этих химико-генетических работ, укажем лишь, что ими было обнаружено подчинение наследования химических свойств законам Менделя, так же как это имеет место для других признаков растений. Большинство

этих исследований было посвящено изучению наследования количественных признаков — изучались химические вещества, в отношении которых родительские формы отличались лишь количественным содержанием их. При расщеплении гибридов в F_2 находили формы с усиленным или ослабленным выражением содержания изучаемого химического признака—белка, жира и т. п.

За последние годы в круг растений, изучаемых в отношении наследования химических свойств, включен, кроме кукурузы, свеклы, табака, и ряд других культур — сорго (Ramsay, 1929; Finnemore a. Cox, 1932), горох (Bourdouil, 1933; Blaringhem, Bridel et Bourdouil, 1931), пшеница (Pelshenke, 1933), томаты (Sengbush u. Weissflog, 1934) и другие культуры.

С развитием селекции у нас в Союзе начинаются исследования и в этой области. Они касаются сахарной свеклы (В. Р. Савицкий, 1935; Савицкий и Оканенко, 1935), табака (М. О. Сарапа, 1934; Костов и Попов, 1934; Шмук и Хмура, 1936), картофеля (Шварц и Кузьмин, 1936), бахчевых культур (Арасимович, 1934), эфирно-масличных (В. И. Нилов, 1936; Снегирев, 1936).

Совершенно понятна необходимость химико-генетического изучения каждой культуры; это надо прежде всего для того, чтобы найденные закономерности можно было использовать в синтетической селекции для выведения сортов, соединяющих в себе сумму полезных признаков. Примером такого частного изучения наследования химических свойств является проводящееся в нашей лаборатории химико-генетическое исследование бахчевых.

Следует отметить, что бахчевые являются не очень удобным объектом для таких исследований как в связи с их малой генетической выравненностью, так и вследствие их большой изменчивости под воздействием внешней среды.

Последнее обстоятельство осложняет работу, заставляя увеличивать масштаб ее, так как только при анализе большого количества образцов можно рассчитывать получить достоверные опытные данные.

Все наше исследование бахчевых ведется в Средней Азии (под Ташкентом) на гибридном материале, получаемом нами от секции бахчевых ВИР. Кроме своих данных, мы используем в настоящей статье и опыты по арбузам С. Д. Мовчан, работавшей в 1933—1934 гг. в нашей лаборатории по общему плану.

Наследование общей сахаристости в гибридах F_1 и F_2 поколений арбузов и дынь. При изучении гибридов арбузов и дынь нами прежде всего были выяснены общие для них закономерности в наследовании сахаров. В F_1 большей частью наблюдается промежуточное наследование сахаров, часто с приближением к одной из исходных родительских форм (табл. 1).

В некоторых случаях в F_1 нами было отмечено гетерозисное увеличение сахаристости, как это имело место в гибриде двух столовых сортов дынь — Бухарки, с 11.5% сахара, и Койбаша — с 10%; плоды F_1 содержали 12.5% сахара. Увеличение содержания сахара в плодах, по сравнению с высокосахаристой родительской формой, было найдено в F_1 и других скрещиваний — в межвидовом гибриде дынь (Амери с *C. agrestis*, см. табл. 9), в некоторых сортовых гибридах арбузов.

Таблица 1

Содержание общей суммы сахаров в исходных формах и в гибридах F_1 арбузов и дынь, в процентах на сырой вес

Дыни		Арбузы	
Исходные формы и F_1	Сумма сахаров в процентах	Исходные формы и F_1	Сумма сахаров в процентах
Бухарка 944	11.96	Мурашка 2287	7.25
C. microcarpus 1401	6.52	Мелитопольский 2324	8.27
F_1 944 × 1401	9.10	F_1 2287 × 2324	7.93
Тохми 572	7.2	Американский белый 2359	8.26
Ич-Кзыл 920	11.1	Тулунский 2094	5.46
F_1 572 × 920	7.9	F_1 2359 × 2094	7.18

В F_2 разных гибридных комбинаций как арбузов, так и дынь обнаружены различные типы расщепления сахаристости: с выщеплением исходных родительских форм или отсутствием их, с большим или меньшим количеством промежуточных форм (табл. 2). Большое количество промежуточных форм, а также появление в F_2 особей с захождением по количественному содержанию сахаров за пределы родительских как в сторону увеличения, так и в сторону снижения говорит о несомненно полимерной структуре генов сахаристости у арбузов и дынь.

Таблица 2

Содержание общей суммы сахаров в исходных формах и в гибридах дынь и арбузов, в процентах на сырой вес

Дыни			Арбузы		
Скрещивание Тохми × Ич-Кзыл			Скрещивание Американский белый × Желтокорый		
Исходные формы и F_1		Плоды разных растений F_2	Исходные формы и F_1		Плоды разных растений F_2
Тохми	7.2	4.7 7.9	Американский белый	8.3	5.0 8.7
Ич-Кзыл	11.1	6.8 9.6	Желтокорый	5.6	5.3 8.6
F_1	7.9	7.1 11.2	F_1	7.6	7.4 11.1

Наследование отдельных сахаров в гибридах арбузов и дынь. Все эти закономерности выступают еще более отчетливо при рассмотрении поведения не общей сахаристости, а отдельных компонентов, ее составляющих, — глюкозы, фруктозы, сахарозы. Анализ гибридов показал, что сахара наследуются независимо друг от друга: в особях F_2 наблюдаются увеличения количества сахарозы, при уменьшении процента глюкозы, или одновременное их возрастание, а также всевозможные другие сочетания всех трех сахаров, что иллюстрируется табл. 3.

В связи с полимерностью генов, обусловливающих сахаристость, в F_2 зачастую встречаются плоды с содержанием сахаров, значительно превышающим исходную высокосахаристую форму. Так, среди растений F_2 гибрида Тарры с Бананой выделилось одно, плоды которого содержали 8% сахарозы, чего не было ни у одного из родителей. В F_2 поколении гибрида Тулунского арбуза с Любимцем хутора Пятигорска встречаются плоды, где моносахара

Таблица 3

Наследование различных сахаров при скрещивании дынь Тарры и Бананы. Сахара выражены в процентах на сырой вес

Родительские формы и гибриды	Весь сахар	Сахароза	Глюкоза	Фруктоза
Тарра	3.39	0.41	1.51	1.45
Банана	5.57	3.59	1.74	0
F_1	5.23	1.89	1.75	0.98
Разные растения в F_2	4.03	1.09	1.75	1.12
» » » »	5.03	2.29	1.77	0.85
» » » »	10.94	8.03	2.06	0.42
» » » »	7.20	2.31	1.76	3.00
» » » »	3.76	0.35	2.39	1.00

То же при скрещивании арбузов Тулунский и Любимец хутора Пятигорска

Родительские формы и гибриды	Весь сахар	Сахароза	Глюкоза	Фруктоза
Тулунский	5.46	0.66	2.01	2.76
Любимец хутора Пятигорска	6.76	1.08	2.35	2.65
F_1	6.41	0.86	2.51	2.98
Разные растения в F_2	7.20	1.59	0.53	5.31
» » » »	7.11	3.53	2.62	0.77
» » » »	7.38	3.48	2.93	0.78
» » » »	5.55	0.20	0.21	5.12

состоят почти целиком из одного сахара — фруктозы; в других преобладает глюкоза, что необычно для столовых арбузов.

Как видно из табл. 3, «независимость» наследования сахаров друг от друга имеет место лишь в известных пределах; хотя в плодах гибридов и наблюдаются необычные для исходных форм сочетания и соотношения сахаров, но сумма последних не выходит за границы колебаний, свойственных рассматриваемым ботаническим родам.

Сортовые отличия арбузов и дынь при скрещивании. Исследование большого количества гибридов F_1 поколения между различными сортами и видами как арбузов, так и дынь приводит нас к заключению о том, что полимерные гены, обусловливающие сахаристость, несомненно, различны не только у видов, но и у сортов обеих изучаемых культур.

Мы приводили выше пример скрещивания высокосахаристых сортов дынь Койбаша и Бухарки, где F_1 обладало повышенной сахаристостью. Но не всегда скрещивание высокосахаристых сортов дает такой эффект. Скрещивание Ассанбея (11.2% сахара) с Кассабой (10.5%) дает F_1 с 9.5% сахара. Скрещивание высокосахаристых сортов с низкосахаристыми зачастую дает большее падение сахаристости в F_1, чем скрещивание средних по сахаристости сортов с теми же низкосахаристыми. Так, дыня *C. microcarpus* № 1401 (6.5% сахара) при скрещивании с Шакарпалаком (11.7% сахара) в F_1 дает 5.6% сахара, при скрещивании с Таррой № 1598 (3.4%) дает 5.2%. Тот же № 1401 в комбинациях с двумя высокосахаристыми сортами, обладающими 10—12% сахара, образует F_1 с 6 и 7% сахара, тогда как в сочетании

с третьим сладким сортом Бухаркой (10—11.5% сахара) дает в F_1 9—9.5% сахара и большое количество высокосахаристых форм в F_2.

У арбузов сорт Американский белый (8.2% сахара) при скрещивании с сахаристым сортом Мурашкой (7.5% сахара) в F_1 дает 7.7% сахара, а при скрещивании его же с низкосахаристыми сортами, как Желтокорый (5.6%) и Тулунский (5.4%), в F_1 получаются те же 7.6 и 7.2% сахаров.

Приведенные примеры указывают на необходимость для практических целей широкого изучения сортов в возможно большем числе сочетаний с другими сортами. Для этой цели наиболее удобным представляется изучение циклических скрещиваний. Проведенный нами анализ небольшого количества гибридов из циклических скрещиваний дынь и арбузов указывает на возможность выявления таким путем наиболее ценных родителей, как, например, арбуз Американский белый и другие сорта арбузов и дынь. Среди дынь особую практическую ценность имеет кустовая дыня Тохми, обладающая низкими вкусовыми качествами, но имеющая преимущество перед другими дынями (плетистыми) при механизированной обработке благодаря форме куста. В F_1 гибридов этой дыни с другими сортами имеет место промежуточная форма куста. Химический анализ гибрида ее с высокосахаристым сортом Ич-Кзыл показал в F_1 промежуточное наследование общей сахаристости и сахарозы со значительным уклонением в сторону Тохми. В F_2 обнаружено заметное расщепление по содержанию сахаров, причем большинство особей обладает сахаристостью выше Тохми, типа F_1 и выше его; есть и формы, заходящие за Тохми в сторону понижения сахаристости (табл. 2). По содержанию сахарозы в большинстве растений наблюдается снижение за пределы Тохми, но встречаются и образцы, превышающие по сахарозе и высокосахаристую родительскую форму.

Таблица 4

Содержание сахарозы в дынях Тохми и Ич-Кзыл и в их гибридах, в процентах на сырой вес

Тохми	Ич-Кзыл	F_1
3.5—4.0	5.3—6.3	4.0—4.5

Плоды разных растений в F_2

0.7	1.5	2.0	4.0	5.9	7.0	8.0

Несмотря на участие в скрещивании низкосахаристой дыни Тохми, около 15% исследованных особей обладали повышенным по сравнению с F_1 общим содержанием сахара, а по содержанию сахарозы около 20% растений в F_2 дают плоды, отвечающие высокосахаристому родителю или превосходящие его. Результаты этого скрещивания, несомненно, заслуживают внимания и дальнейшего изучения.

В табл. 5 приводим данные, иллюстрирующие количественное расщепление в F_2 по общей сахаристости и сахарозе.

Таблица 5

Число растений в F_2 гибрида Тохми × Ич-Кзыл, дающих плоды с общей сахаристостью

Типа Тохми 6.5—7.5% сахара	Типа Ич-Кзыл 10.5—12% сахара	Типа F_1 7.3—8% сахара	Ниже Тохми 4.4—6.0% сахара	Выше F_1 около 9% сахара	Выше Ич-Кзыл выше 12% сахара	Общее число исследованных растений
14	5	23	25	13	Нет	80

То же в отношении сахарозы

Типа Тохми 3.5—4.0%	Типа Ич-Кзыл 5.5—6.5%	Типа F_1 4.0—4.5%	Ниже Тохми 0.7—3.0%	Выше Ич-Кзыл 7—8%	Общее число растений
12	16	14	34	4	80

Среди арбузов практически весьма интересны скрещивания с малосладким Тулунским арбузом, обладающим коротким вегетационным периодом, так как очень заманчива перспектива сочетания высокой сахаристости лучших столовых сортов арбузов с раннеспелостью Тулунского сорта, в особенности, если иметь в виду выведение сортов для районов с непродолжительным теплым периодом. Исследование части F_2 гибрида Тулунского (5.5% сахара) с Американским (8.3% сахара) обнаружило преобладание особей с общей сахаристостью, приближающейся к Американскому. Анализ F_2 на сахаристость при одновременном, отмеченном секцией бахчевых, сокращении вегетационного периода у ряда особей в F_2 позволяет рассчитывать на получение форм с сочетанием этих свойств (см. также в табл. 3 данные анализа гибрида того же сорта Тулунского с другим ранним и низкосахаристым сортом — Любимцем хутора Пятигорска).

Наследование пектинов, белка, золы в F_1 гибридах арбузов. Содержание пектинов в F_1 сортовых гибридов арбузов большей частью превышает содержание их в родительских формах, что указывает на доминирование этого признака в F_1. Клетчатки в F_1 также обычно несколько больше, чем у родительских форм. Белок в F_1 занимает иногда промежуточное положение или увеличивается, но чаще снижается в F_1 при сравнении с любой из исходных форм (табл. 6).

Здесь обычно также наблюдается независимость друг от друга химических свойств в наследовании. Конечно, и здесь, как это указывалось для отдельных сахаров, независимость наследования имеет место в известных границах (см. об этом ниже, при рассмотрении межвидовых гибридов).

Межвидовые гибриды арбузов и дынь. Весьма интересные данные получились для межвидовых гибридов как у арбузов, так и у дынь.

Таблица 6

Содержание сырого белка (N × 6.25) и золы в исходных сортах арбузов и в их гибридах, в процентах на сухой вес

Родительские формы и F_1	Сырой белок	Сырая зола	Родительские формы и F_1	Сырой белок	Сырая зола
Мурашка 2287	5.82	2.41	Американский белый 2359 .	5.59	1.73
Мелитопольский 2324 . . .	4.85	2.30	Мурашка 2287	5.82	2.41
F_1 2287 × 2324	6.31	2.62	F_1 2359 × 2287	4.72	2.27

Кормовые и дикие виды арбузов и дынь обладают такими ценными хозяйственными качествами, как иммунитет к заболеваниям, исключительная засухоустойчивость (колоцинт), плодовитость, лежкость и пр. В связи с этим селекционеры вовлекают их в скрещивания с культурными формами, имея в виду синтезировать сорта, обладающие всей суммой полезных качеств. Виды дынь чрезвычайно легко скрещиваются между собой и дают плодущее потомство. У арбузов кормовой арбуз прекрасно скрещивается со столовым; колоцинт с другими видами арбузов скрещивается трудно.

Нами был изучен с химической стороны исходный материал различных видов у родов *Cucumis* и *Citrullus*. Само собой разумеется, что это является необходимым этапом при изучении поведения химических признаков в процессе гибридизации. Ниже приводится таблица колебаний химического состава разных видов дынь и арбузов.

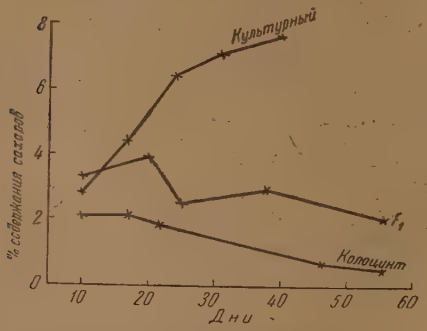
Таблица 7

Химический состав видов дынь и арбузов

Виды дынь	В процентах на сырой вес		В процентах на сухой вес	
	Весь сахар	Сахароза	Пектины	Клетчатка
Cucumis eu-melo столовые дыни . .	5.9—12.0	2.3—7.0	1.1—3.5	2.5—6.7
C. microcarpus полукультурные . .	5.5—6.7	1.0—2.3	5.0	9.8
C. flexuosus полукультурные кормовые	1.9—4.0	0.2—0.8	3.8—4.9	8.5
C. chinensis полукультурные . . .	4.1—4.5	0.3—0.4	6.3	Не определялась
C. agrestis дикарь	1.4—2.2	0	8.2	15.7
C. edulis столовые сорта арбузов . .	5.5—10.6	0.5—5.5	0.7	1.4
C. fistulosus полукультурные . . .	2.9—4.7	Следы—1.5	4.7	11.3
C. colocynthoides кормовые	1.1—2.6	0—0.4	18.0	20.0
C. colocynthis дикарь	0.7—1.0	0	10.0	13.9

Как видно из приведенных таблиц, виды арбузов так же, как и виды дынь, сильно отличаются между собой по количественному соотношению отдельных компонентов углеводного комплекса. При этом более культурные виды обоих родов характеризуются высокой сахаристостью и незначительным содержанием полисахаридов; менее культурные и дикие виды характеризуются ничтожной сахаристостью и повышенным содержанием полисахаридов. Так, в столовых арбузах содержится 7—8% сахаров (на сырой вес)

и 1.5—2% полисахаридов, из них 0.5—0.7% пектинов (на сухой вес). Кормовые арбузы содержат 1.5—2% сахаров и до 40% полисахаридов на сухой вес; содержание пектинов у них достигает 16—20%. То же наблюдается и у дынь. Виды арбузов и дынь различаются и соотношением отдельных форм сахаров. У культурных форм при примерно одинаковом содержании глюкозы и фруктозы (дыни) или при преобладании последней (арбузы) всегда присутствует сахароза, содержание которой в дынях доходит до 7—8%, в арбузах до 3—4%. В дикарях как дынь, так и арбузов из моносахаров преобладает глюкоза, а сахароза отсутствует совершенно. Дикие виды как арбузов, так и дынь содержат горькие вещества, химическая природа которых мало изучена [1]. У дынь дикие формы обладают повышенной кислотностью, тогда как столовые сорта практически лишены последней. Виды дынь заметно отличаются по аромату, но этот вопрос также не затронут химическими исследованиями. Несомненно, что между видами имеются и другие различия, качественного характера — наличие или отсутствие тех или иных веществ, присутствие их в разных соотношениях. К сожалению, мы пока не располагаем данными по этому вопросу из-за отсутствия исследований такого рода.



Фиг. 1. Динамика накопления сахаров в гибриде F_1 культурного и дикого арбузов

Весьма заметны отличия между видами при сравнении хода накопления сахаров в них в процессе созревания плодов. В столовых сортах культурных видов арбузов и дынь кривая накопления сахаров отчетливо идет вверх, достигая максимума к моменту созревания плода. В кормовом и диком видах арбузов с возрастом не наблюдается накопления сахаров. Напротив, здесь происходит падение сахаристости. У дикаря дынь *C. agrestis* как в молодых (несколько дней) завязях, так и в совершенно зрелых плодах найдено одно и то же содержание сахара — 1.5—2%, т. е. также не происходит накопления сахаров. Так ведут себя виды, обладающие чрезвычайно высоким содержанием полисахаридов. У культурных видов в первые стадии созревания отсутствует сахароза, но дальше накопляется в заметных количествах, составляя у арбузов около ⅓, а у дынь больше половины всего сахара плода. У диких видов она не появляется совершенно и к концу созревания. Очевидно, сахара, притекающие из листьев в плод колоцинта, кормового арбуза или дикой дыни *C. agrestis*, идут на построение полисахаридов (табл. 7), в отличие от столовых сортов, где они накопляются и претерпевают различ-

[1] Из колоцинта некоторыми исследователями было выделено горькое вещество — «колоцинтин», которое считали глюкозидом (см. van Rijn, 1931). Позднее эти данные оспаривались Power и Moore (1910), доказавшими наличие в колоцинте не менее двух горьких веществ — алкалоида и глюкозида; последнего ими были найдены лишь незначительные количества.

ные превращения, в конце концов образуя сахарозу. Эти отличия, несомненно, связаны с наличием определенных ферментных комплексов.

В связи с этим мы поставили своей задачей проследить ход накопления сахаров в гибриде, полученном от скрещивания дикого и культурного видов арбуза или дыни. Такое исследование было нами проведено на гибриде столового арбуза, сорт Цельнолистный (*C. edulis*) с колоцинтом (*C. colocynthis*). Исходные формы и F_1 выращивались в одинаковых условиях. Данные химического анализа показали (фиг. 1) в F_1 незначительное возрастание сахаров в самом начале созревания, что в более выраженной степени имеет место при созревании столового сорта, и затем быстрое падение сахаристости, идущее до конца созревания, как это происходит и у колоцинта. На всех стадиях созревания гибрида сахаристость его была промежуточной в отношении родительских форм, но характер кривой указывает на несомненное доминирование колоцинта.

Химический анализ зрелых плодов межвидовых гибридов дынь, а также и арбузов показал, что сахара ведут себя в межвидовых скрещиваниях в общем так же, как и в сортовых — в F_1 наблюдается большей частью промежуточное содержание сахаров, в F_2 идет расщепление и т. д. У дынь скрещивание полукультурного *C. microcarpus* с четырьмя сортами столовых дынь, в трех сочетаниях с сортами, обладающими 10—12% сахара, в F_1 обнаружило доминирование сахаристости *C. microcarpus*, т. е. 5.6—6.7%. В F_1 четвертого гибрида *C. microcarpus* с Бухаркой обнаружена промежуточная сахаристость с приближением к Бухарке, особенно по содержанию сахарозы. В F_2 обнаружено большое количество форм с сахаристостью выше Микрокарпуса. Приводим последнее скрещивание (табл. 8).

Таблица 8

Наследование сахаров в межвидовом гибриде дынь *C. eu-melo* (Бухарка) и *C. microcarpus*, в процентах на сырой вес

Наименование	Весь сахар	Сахароза
Микрокарпус 1401	6.2	2.5
Бухарка 944	11.2	5.7
T_1 1401 × 944	9.1	5.0
	Количество растений в F_2	
Типа 1401 (6.2% сахара, 2.5% сахарозы)	8	11
Типа Бухарка (11.2% сахара, 5.7% сахарозы)	4	13
Типа F_1 (9% сахара)	14	—
Ниже Микрокарпуса	2	6

У гибрида столового сорта дыни Амери с дикими дынями вида *C. agrestis* получается увеличение сахаристости в F_1, по сравнению с более сахаристым родителем, и в F_2—преобладающее количество растений с высокой общей сахаристостью и сахарозой, свойственными типу Амери, и ряд особей с содержанием сахаров, превышающим и более сахаристого родителя.

Таблица 9

Наследование сахаров в межвидовом гибриде дынь *C. eu-melo* (Амери) и *C. agrestis*, в процентах на сырой вес

Сахара	Амери	*C. agrestis*	F_1	Разные растения в F_2						
Весь сахар	9.0	4.5	9.7	4.8	5.2	9.15	9.6	7.1	11.4	10.5
Сахароза	5.7	0.9	6.4	2.4	0.7	7.11	6.53	3.8	7.5	8.2

Определение общей кислотности титрованием щелочью обнаружило независимость в наследовании этого свойства от сахаров: одни высокосахаристые формы обладали высокой кислотностью, свойственной дикарю Агрестис, другие — незначительной; такие же разнообразные сочетания сахаристости и кислотности наблюдались и среди других форм (промежуточных и типа *C. agrestis*). Получение в F_2 высокосахаристых плодов с исключительным содержанием сахарозы говорит о возможности использования дикаря *C. agrestis* как родителя, без снижения вкусовых достоинств сорта.

Переходя к межвидовым гибридам арбузов, следует отметить, что в скрещиваниях культурного вида с другими, по наблюдениям бахчевой секции ВИР, всегда доминируют признаки менее культурных видов. То же самое наблюдается и в отношении химических признаков. Все гибриды F_1 столовых сортов с кормовыми характеризовались промежуточной сахаристостью с приближением к кормовому родителю. Только в трех гибридных комбинациях сахаристость F_1 достигала 3.0%, в остальных она была ниже. Из моносахаров в кормовом арбузе обычно преобладает глюкоза, в столовом — фруктоза; в F_1 они содержатся примерно в одинаковых количествах. Сахароза, отсутствующая у кормового, но содержащаяся в значительном количестве в столовых сортах, только в некоторых F_1 встречается в виде следов, что указывает на рецессивность этого свойства (табл. 10).

Таблица 10

Наследование сахаров в межвидовых гибридах арбузов *C. edulis* × *C. colocynthoides*, в процентах на сырой вес

Родительские формы и F_1	Весь сахар	Сахароза	Родительские формы и F_1	Весь сахар	Сахароза
Кормовой 1604	1.94	0	Мурашка 2287	7.25	2.11
Американский белый 2359 . .	8.26	2.76	Цукатный 197	1.22	0
F_1 1604 × 2359	3.06	0	F_1 2287 × 197	2.22	0
Шантеклер 2459	7.31	1.14	Цукатный 54	1.52	0
Цукатный 197	1.22	0	Венгерский 1833	6.34	1.40
F_1 2459 × 197	2.00	0.37	F_1 54 × 1833	3.14	0

Более подробное исследование гибридов F_1 показало независимость в наследовании содержания сахаров, пектинов, гемицеллюлозы, клетчатки, белка, золы. По всем этим веществам наблюдается промежуточное наследование в F_1 с приближением большей частью к кормовому родителю. В некоторых

гибридах отмечено сильное падение белка в F_1: так, в скрещивании Кормового (6.86% белка) с Любимцем хутора Пятигорска (6.47%) F_1 обладало 3.36% белка. В других комбинациях имеет место увеличение процента белка в F_1.

Несмотря на промежуточное наследование по ряду химических веществ в F_1, все гибриды столовых арбузов с кормовыми были по консистенции и по вкусу плодов очень сходны с кормовыми. Это объясняется, очевидно, все же очень высоким содержанием в них полисахаридов (табл. 11).

Таблица 11

Химический состав родительских форм арбузов видов *C. edulis* и *C. colocynthoides* и их гибридов F_1

Родительские формы и F_1	Сумма сахаров, в проц. на сырой вес	В процентах на сухой вес				
		Пектины	Клетчатка	Гемицеллюлозы	Белок	
Кормовой 1604	1.94	13.97	7.67	15.47	6.86	7.33
Американский белый 2359	8.26	2.46	1.75	3.94	5.59	1.73
F_1 1604 × 2359	3.06	6.12	4.53	9.59	7.55	4.00
Мурашка 2287	7.25	2.40	1.28	3.66	5.82	2.41
Цукатный 197	1.22	18.87	9.25	14.30	4.21	8.20
F_1 2287 × 197	2.22	12.03	Не анализир.	9.20	6.91	5.30

Кормовой арбуз, как известно, в отличие от столового, может очень долго храниться без порчи. Объяснение этому мы склонны видеть в значительном содержании в нем полисахаридов, в частности пектинов. При хранении столового арбуза содержание сахаров в мякоти сильно снижается в связи с тратой их на дыхание. У кормового арбуза, хранившегося в течение 3 лет (Знаменский), уменьшения процента сахаров не наблюдалось. Очевидно, использовался другой источник энергетического материала; очень вероятно, что это пектины, составляющие в кормовых арбузах до 20% на сухой вес мякоти. Кормовые арбузы могут быть улучшены скрещиванием со столовыми, как то показали анализы плодов F_1, представляющих сочетание несколько повышенного процента сахара с заметно сниженным содержанием менее усвояемых полисахаридов.

Наследование сахаров и горького вещества в гибриде *C. edulis* с *C. colocynthis*. В последние годы мы включили в исследование гибрид столового арбуза с дикарем-колоцинтом.

Плоды колоцинта совершенно несъедобны и в этом отношении не представляют, конечно, никакого интереса. Колоцинт в синтезе новых форм арбузов может оказаться более полезным благодаря его исключительной засухоустойчивости. Кроме того, в природе имеется пресная разновидность колоцинта. Секция бахчевых ВИР, изучая гибрид горького колоцинта со сладким арбузом, выделила в F_2 формы как с ослабленной горечью, так и совершенно не горькие. Такие же формы были получены и в F_3 этого гибрида.

Интересно было выяснить, каков будет химический состав гибридов, могут ли совмещаться более высокая сахаристость, чем у колоцинта, и

горечь. К сожалению, отсутствие метода количественного определения горького вещества, главным образом из-за неизученности химической природы этого вещества, не позволило нам учитывать ее количественно. Поэтому мы определяли сахара химически, а для выяснения степени горечи пользовались данными бахчевой секции ВИР, полученными дегустационным путем. Исследование показало в гибридах F_1 промежуточное содержание сахара и сильную горечь. В F_1 и F_2 и в образцах с 4—5% сахаров встречаются лишь следы сахарозы, в F_3, наряду с выщепляющейся родительской формой столового арбуза, имеются плоды пресные и слабосладкие, с содержанием сахарозы, характерным для столовых арбузов (табл. 12). Таким образом, судя по данным дегустационного метода, горечь наследуется независимо от сахаров, так как встречаются очень горькие экземпляры, одновременно содержащие много сахара, и всякие другие сочетания горечи и сладости.

Таблица 12

Наследование сахаров и горького вещества у гибрида колоцинта № 420 с Цельнолистным № 557 (столовый сорт)

Сахара	Родительские формы F_1 и F_2							
	Колоцинт	Цельнолистный	F_1	№ разных растений F_2				
				6	9	19	18	2
Весь сахар	1.0	7.6	3.0	4.16	3.80	5.4	2.4	2.1
Сахароза	0	1.9	Следы	Следы	0	Следы	0	0

Анализ F_3

№ семьи	6			9	
Вкус плода	Слабосладкий	Пресный	Сладкий	Очень горький	Сладкий
Весь сахар	5.6	6.3	7.5	5.3	5.4
Сахароза	1.35	1.3	2.2	Следы	0

Весьма интересен факт, отмеченный секцией бахчевых, когда в колоцинте, выращенном в Быково (Зональная опытная станция бахчеводства на Волге), совершенно отсутствовала горечь. Факт этот приобретает особое значение при сопоставлении его с естественной мутацией, наблюдавшейся среди обычного столового сладкого арбуза (сорт Узбекский), который, при всех характерных для него свойствах, был так же нестерпимо горек на вкус, как и колоцинт. Чем было вызвано в этом случае появление горечи, так же не известно, как и выпадение горечи, наблюдавшееся у колоцинта в Быково. Образование горьких веществ вообще свойственно разным представителям семейства тыквенных: огурцам, дыням, тыквам и многим менее известным родам. Нередки случаи, когда часть плода становится горькой (дыни, огурцы). Чем обусловливается образование этих веществ, остается пока неизвестным, тем более, что это осложняется отсутствием определенных химических дан-

ных о химической природе этих веществ. Относительно некоторых из них известно, что они являются глюкозидами, другие — лактонами кислот — горькие вещества некоторых африканских видов дынь (см. Rimington, 1935; Rimington a. Stein, 1935), но этот вопрос подлежит дальнейшему исследованию, так как имеет практическое и теоретическое значение. Возможно, что нужны лишь небольшие перегруппировки среди радикалов имеющихся химических соединений и в каких-то определенных условиях, для того чтобы вызвать горечь. Тем более, что имеются указания, что одни и те же химические радикалы могут обусловливать и горький и сладкий вкус.

Результаты исследования мутанта арбуза и его гибрида со столовым арбузом. Не обладая методом количественного определения горького вещества арбузов, мы и при анализе мутанта (о котором говорили выше) пользовались данными дегустационного метода; одновременно учитывали химически сахара. Анализ плодов мутанта арбуза показал, что мякоть плодов, наряду с сильной горечью, содержит от 5 до 6% сахаров (встречались отдельные плоды с 7% сахара). Сахара мутанта представлены глюкозой и фруктозой в том же соотношении, как у обычных столовых сортов; сахароза отсутствует. При скрещивании мутанта со столовым арбузом (Мурашкой) в F_1 доминировала сахаристость последнего — 8.3% сахара, плоды совершенно не содержали сахарозы, и фруктозы было в 3 раза больше, чем глюкозы (6.6 и 2.3%). В F_1 наблюдалась такая же горечь, как в мутанте.

В F_2 сахара и горечь расщепляются совершенно независимо друг от друга, т. е. так же, как в гибриде колоцинта. Встречаются все сочетания горечи и сладости. Как в горьких, так и в сладких плодах встречается сахароза, во многих горьких и сладких она отсутствует.

Таблица 13

Содержание сахаров в мутанте арбуза и в гибриде мутанта 2572 с Мурашкой 2287 в расчете на сырой вес

Сахара	Мутант	Мурашка	F_1 2572×2287
Весь сахар	5—6	7—8	8.0
Сахароза	0	2.5	0

Расщепление в F_2 по сахарам и горечи

	Горькие плоды (плоды разных растений в F_2)					Сладкие плоды (плоды разных растений в F_2)					
Весь сахар	8.07	5.71	8.5	3.7	4.77	7.0	7.9	6.5	5.4	4.5	6.40
Сахароза	0	0	1.9	0	0.92	2.3	1.6	0	Следы	0	1.15

В настоящее время мы ведем работу по выделению и установлению природы горького вещества мутанта.

Заключение

Из приведенного нами выше материала вытекает ряд следующих положений.

Прежде всего следует обратить внимание на большие сдвиги в химизме арбузов и дынь, вызываемые гибридизацией. Об этом с несомненностью свидетельствуют существующие среди гибридов как арбузов, так и дынь формы с количественным соотношением сахаров, не встречавшимся ранее среди них (случай соотношения глюкозы и фруктозы в гибридах арбузов Тулунского с Любимцем хутора Пятигорска, тех же сахаров в гибриде дынь Тарры и Бананы); о том же говорит факт сочетания высокой сахаристости и горечи в некоторых плодах F_2 гибрида колоцинта (а также и гибрида арбузного мутанта) или сочетания высокой сахаристости и повышенной кислотности, необычной для столовых дынь, в гибриде культурной дыни с дикарем.

Доказанная на многих скрещиваниях полимерность признака сахаристости позволяет получать формы арбузов и дынь с повышенной сахаристостью и с чрезвычайно высоким содержанием фруктозы и сахарозы.

Пример скрещивания Американского белого арбуза с Тулунским подтверждает возможность выведения путем гибридизации с ранними сортами сортов почти без снижения сахаристости, но с укороченным вегетационным периодом; последнее очень важно для ряда районов Союза с коротким вегетационным периодом.

Наличие в F_2 большого количества растений с высокосахаристыми плодами у гибрида кустовой формы дыни с обычной плетистой, при доминировании в F_1 короткоплетистости, указывает на возможность получения желательного сочетания признаков.

Снижение содержания пектинов, гемицеллюлоз, клетчатки, по сравнению с кормовым арбузом, при одновременном увеличении сахаристости и часто белка, в F_1 гибридов кормового арбуза со столовым позволяет рассчитывать на выведение более ценных кормовых сортов. Эти же скрещивания могут быть использованы для выделения более лежких столовых сортов арбузов, так как при этом улучшается структура мяса. С другой стороны, может быть, для этой цели удастся использовать сортовые гибриды вида *C. edulis*, обнаруживающие в F_1 в большинстве комбинаций небольшое увеличение содержания пектинов без снижения сахаристости.

Учитывая полимерность сахаристости арбуза и дыни, можно предполагать, что пектины и другие свойства, как большинство количественных признаков, окажутся полимерными, и, следовательно, при независимости химических свойств в наследовании друг от друга, возможны всякие сочетания этих свойств и значительное усиление и ослабление их.

Настойчивая потребность в сортах, способных противостоять различным заболеваниям, засухе и пр., заставляет экспериментатора обращаться к дикарям. Данные химических анализов гибридов дикарей с культурными формами позволяют рассчитывать на получение форм, не сильно уступающих культурным по сахаристости. Особенно это имеет место среди гибридов дынь.

Конечная задача селекционеров и биохимиков — добиться желательного сочетания качеств, рассеянных пока по различным формам как у арбузов,

так и у дынь, выведения сортов, лежких, иммунных, скороспелых и ценных по вкусовым достоинствам плодов. Необходимо скорейшее выявление комбинаций разновидностей и сортов наиболее ценных пар на основе систематического анализа циклических скрещиваний, причем необходимо включить в исследование по возможности все компоненты химического состава.

Идя таким путем и вовлекая в исследования все тонкие методы химического анализа и овладевая закономерностями наследования химических признаков, мы можем синтезировать в процессе селекции формы растений, обладающие всеми нужными для нас полезными веществами, с высокими качественными показателями.

Биохимическая лаборатория.
Всесоюзный институт растениеводства.

Поступило
15. VI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Арасимович В. В., О наследовании сахаристости у бахчевых, Труды по прикл. бот., ген. и сел., серия III, № 5 : 5—31, 1934.
[2] Aemodt a. Torrie, Studies of the inheritance and the relation between kernel texture and protein content in several spring wheat crosses, Canadian Journ. of Res., 13, № 4 : 202—219, 1935.
[3] Blaringhem, Bridel et Bourdouil, Sur la dominance du caractère amylacé dans les hybrides de première génération de deux variétés de Pois, Compt.-Rend., 193 : 1135—1137, 1931.
[4] Bourdouil C., Starchy Character of first generation hybrid peas, Bull. Soc. Chem. Biol., 15 : 790—792, 1933.
[5] Bougy E., Chemistry of certain beet hybrids, Pub. Inst. Belg. amélioration betterave, 5 : 147—226, 1933.
[6] Van Rijn I. I. L., Die Glukoside, Chem. Monographie der Pflanzenglukoside, Berlin, 1931.
[7] Hackbarth J. and Sengbush R., Der Züchter, 7 (1) : 1—5, 1935.
[8] East a. Jones D., Genetic studies on the protein content of maize, Genetic, 5 : 542, 1926.
[9] Eyster W. H., Inherited deficiency in carbohydrate metabolism in maize, Bot. Gaz., 78 : 446—452, 1924.
[10] Sengbush und Weissflog. Die Züchtung von wohlschmeckenden Tomaten, Der Züchter, 5 Jahrg., H. 8, 169—173, 1933.
[11] Костов и Попов, Наследование никотина, Сборник работ по ген. и сел. табака под ред. проф. А. Н. Паламарчук, вып. 110, Краснодар, 1934.
[12] Colin et Bougy, Structure et richesse saccharine dans les hybrides de Betteraves, Compt.-Rend., 194 (19) : 1680, 1932.
[13] Lindstrom E. W. and Gerhardt, Inheritance of carbohydrates and fat in crosses of dent sweet corn, Agric. Exp. Sta. Jowa St. coll. of agric. a mec. Res. Bull., 98, 1926.
[14] Мовчан С. Д., О наследовании химических признаков у арбузов. Печатается в Трудах по прикл. бот., ген. и сел., серия III, 1937.
[15] Нилов В. И., Закономерности в химической изменчивости растений, Труды по прикл. бот., ген. и сел., серия III, № 13, 1936.
[16] Pearl and Bartlett, Zeit. f. Indukt. Abst. u. Vererb., VI, 1, 1912.
[17] Power and Moore, Journ. of the Chem. Soc., 97 (1): 99—110, 1910.
[18] Ramsay, Agric. Gaz. N. S. W., 40 : 735, 1929.
[19] Rimington C., Isolation of the toxic principles of Cucumis africanus L. f. their characterisation as trilactones belonging to the «Bitter principles» class, Journ. of Veterin. Sc. a. Animal Ind., 4 (1) : 65—90, 1935.

[20] Rimington C. and Steyn D. G., Die Isolierung eines neuen Bitterstoffes aus einer südwestafrican. Cucumisart. South Afr. I. Sci, 32 : 137—141, 1935.
[21] Савицкий В. Ф. и Оканенко А. С., К генетическому изучению биохимических признаков у Beta vulgaris L., Научные записки по сах. промышл. (орган ВНИС), № 4 : 35—42, 1935.
[22] Сарапа М. О., Междувидовая гибридизация у табака, Сборник работ по генетике и селекции табака под ред. проф. А. Н. Пэламарчук, вып. 110, Краснодар, 1934.
[23] Снегирев Д. П., Химические изменения в составе эфирного масла при скрещивании Ocimum canum × O. gratissimum, Труды по прикл. бот., ген. и сел., серия III, № 15 : 245—274, 1936.
[24] Sosa-Bourdouil, Note biochem. sur l'hybride Zea mays × Euchl. mexicana en première génération, Rev., Bot. Appl. et d'Agr. tropicale, t. XV, 1935.
[25] Finnemore H. a. Cox C. B., Amount of hydrocyanic acid in sorghum, Sudan grass and some hybrids. Journ. a. Proceed. Royal Soc. of New South Wales, 65, 2 : 145—152, 1932.
[26] Шварц и Кузьмин, Исследование картофеля в генетическом аспекте, Докл. Академии Наук, 3 (4), 1936.
[27] Шмук А. и Хмура, Изменчивость алкалоидного комплекса у гибридов некоторых видов Nicotiana, Соц. растениеводство, № 5, 1936.
[28] Stehlik V., Inheritance of sugar content and weight in hybrids of sugar and fodder beets, Chimie a. Industrie. Spec. N. 1127—40, 1933.

V. V. ARASSIMOVICH. LAWS GOVERNING THE INHERITANCE OF CHEMICAL CHARACTER IN *CUCURBITACEAE*, WITH RESPECT TO SELECTION AIMING AT IMPROVED CHEMICAL COMPOSITION

SUMMARY

The following conclusions may be drawn from the data exposed.

In the first place noteworthy shifts are to be mentioned occurring in the chemical composition of melons and water-melons as a result of hybridization. This is clearly evidenced by the existence among the hybrids of melons and of water-melons of forms with quantitative sugar ratios not met with previously in these species (glucose-fructose ratio in hybrid of the water-melon sorts Touloun and Liubimetz in a farm at Piatigorsk, same ratio in a melon hybrid of the sorts Tarra and Banana). Other instances in point are the simultaneous occurrence of high sugar content and bitter flavour in some fruits of F_2 of hybrid colocynths (also in a hybrid of mutating forms of water-melon) and the combination of high sugar content and high acidity, unusual for table melons in a hybrid of cultivated and wild melon.

The polymeric variability of the character of sugar content, established by many crossings, offers the possibility of obtaining types of melons and water-melons with increased sugar content and extraordinarily high percentages of fructose and saccharose.

The results of cross-breeding between american white water-melon and the sort «Touloun» confirms the possibility of obtaining, by way of crossing with forward sorts of new sorts with almost unimpaired sugar content but

shortened vegetation period — a fact of considerable importance for many regions of the USSR with a short vegetation season.

The presence in F_2 of a great number of plants bearing fruits high in sugar, in a hybrid between a bush-forming type of melon and an ordinary rampant type, while rampancy was dominant in F_1, gives evidence of the possibility of obtaining a desired combination of characters. In hybrids of fodder and table sorts of water-melon the contents of pectins, hemicellulose and cellulose in lowered, while the percentage of sugar and in some cases of protein is increased, as compared with the fodder sort; on this account the breeding of improved fodder sorts may be hoped for. Crossings of the same kind may prove of value for the selection of table sorts with increased storage resistance, considering that the structure of flesh is improved in the hybrid fruits. On the other hand, hybrids between sorts of the species *C. edulis* may possibly prove valuable for the same purpose, as F_1 exhibits in most combinations a slight increase of pectin content while there is no lowering of sugar percentage.

On account of the polymeric variability of sugar content in melons and water-melons the expectation is justified that pectin content and other quantitative features will equally prove polymeric. Therefore, and considering, the lack of interdependance in the inheritance of chemical characters, the possibility is at hand of deliberately combining these properties and of reinforcing or reducing them to a considerable extent. The urgent necessity of obtaining sorts resistant to different diseases, to drought and the like, compel the selectioner to make use of the wild forms. The data of chemical analysis of the hybrids between wild and cultivated forms are encouraging with regard to the breeding of forms the sugar content of which is nearly equal to that of the cultivated sorts. This holds true in particular with respect to melon hybrids.

The final aim of selectioners and biochemists is the obtainment of favorable combinations of chemical characters scattered at the present date over different forms, in the water-melon as well as in the melon; this implies the breeding of storage-resistant, immune, early-ripening and palatable sorts. It is necessary to find out as soon as possible combinations of the most valuable parental varieties and sorts by way of systematic analysis of cyclic cross-breeds, including a study of the greatest possible number of chemical constituents. In this way, making use of all refined methods of chemical analysis and unveiling the laws of inheritance of chemical characters, we may by means of selection synthesize valuable new forms of plants, rich in all required useful substances.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. И. ЕРМАКОВ

ВНУТРИВИДОВАЯ И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАСЛА В СЕМЕНАХ

В настоящей статье разбирается вопрос о закономерностях в изменчивости признака масличности у основных масличных культур и указаны те географические районы, где в силу климатических, почвенных, исторических и других условий встречаются в наибольшем числе высокомасличные формы. Кроме того, показана индивидуальная химическая изменчивость, которая имеет особое значение для селекционной практики; указаны перспективы и методы подхода к выведению сортов с более высокими химическими показателями.

В пределах каждого вида возделываемых масличных растений существуют большие различия в химическом составе. Химический состав растения и его семян зависит от условий произрастания и генотипических свойств, т. е. неодинаковой реакции на одни и те же условия произрастания.

Накопление масла в семенах связано с рядом биологических и физиологических свойств растений. Главнейшие свойства, в связи с которыми находится накопление масла, являются: степень устойчивости к болезням, отношение к засухе, длина вегетационного периода, которая в свою очередь определяется отношением растений к температуре, свету, почве.

Нашими и другими исследованиями показано, что при поражении масличных растений грибными болезнями понижается процент масла в семенах. Например, заболевание подсолнечника ржавчиной снижает на 3—4% (абсолютных) содержание масла в ядре. Заболевание льна пятнистостью также приводит к снижению масла в семенах. Следовательно, разная восприимчивость растений к болезням будет отражаться не только на общем урожае, но и на накоплении масла. Достаточная влажность почвы в период развития масличных растений является благоприятным фактором для накопления масла в семенах. В условиях засухи и недостатка влаги в почве содержание масла в семенах понижается. Это относится ко льну, подсолнечнику, горчицам, конопле, кунжуту и другим. Условия произрастания, а также активная роль человека содействовали отбору таких форм, которые являлись бы наиболее приспособленными к определенным районам культуры.

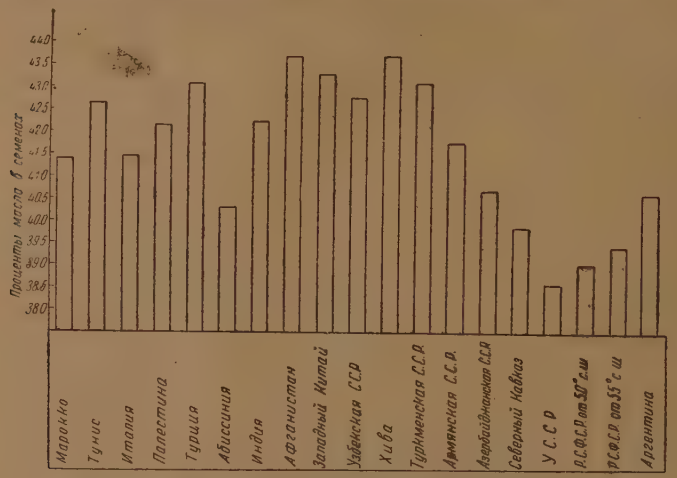
Внутривидовая изменчивость и закономерности в географическом распределении масличности

Некоторые виды масличных растений насчитывают тысячелетия своей культуры и потому среди них достаточно сильно дифференцировались не только отдельные формы, но даже группы форм, другие же виды только еще теперь входят в культуру.

В данном сообщении мы сосредоточиваем внимание на четырех масличных культурах: лен, подсолнечник, сарептская горчица и кунжут. Эти культуры имеют большое народнохозяйственное значение для нашей страны по техническим, пищевым и кормовым свойствам.

Лен и кунжут являются «старыми» культурами, история возникновения которых уходит в глубокую древность; подсолнечник и сарептская горчица являются относительно «молодыми» культурами, насчитывающими свой возраст несколькими столетиями.

Культурный лен относится к одному виду — *Linum usitatissimum* L. История возникновения культуры льна, как выше упоминалось, уходит в глубокую древность. Работами Н. И. Вавилова показано, что лен имеет



Фиг. 1. Содержание масла в оригинальных семенах льна. Средние данные, полученные для различных стран

два центра разнообразия: для крупносемянных форм — в Средиземноморьи и для мелкосемянных — в Юго-западной Азии.

На основании анализов мирового разнообразия оригинальных образцов льна можно сказать, что наибольшее количество высокомасличных образцов падает на страны с поливным земледелием, либо на районы, где культивирование льна приурочивается к влажному периоду года (отчасти горным районам).

Семена льна содержат от 31 до 47.2% масла (по средним пробам, табл. 1). Высоким содержанием масла отличаются страны Средней и Юго-западной Азии (Таджикская, Узбекская, Туркменская ССР, Афганистан, Западный Китай, Иран, Индия). Из фиг. 1 видно, что среднее содержание

масла для них колеблется от 42.3 до 43.95% (каждая средняя цифра для страны получена из многих анализов).

Вторая группа стран, примыкающая к Средиземному морю, также отличается высокой масличностью семян — от 41.54 до 42.83% (Италия, Тунис, Марокко, Палестина), но в среднем более низкой, чем первая. Промежуточное положение между масличностью льнов из этих групп стран занимают льны Турции. Средняя масличность семян равна 43.25%.

Наибольшей амплитудой изменчивости из упомянутых стран обладают льны Индии. Таким образом можно сделать вывод, что имеется три основных группы стран, где преобладают высокомасличные формы льна: 1) в Средней и Юго-западной Азии для мелкосемянных форм; 2) в Средиземноморской области для крупносемянных форм и 3) в Малой Азии, находящейся на стыке этих двух групп стран. Большая часть льнов Малой Азии по ряду морфологических и физиологических признаков занимает промежуточное место. Среди семян льна этих групп стран мы наблюдаем значительную амплитуду изменчивости в количестве масла. Во всех остальных странах имеются большие колебания масла в семенах льна и в среднем более низкая масличность. Это указывает на дифференциацию форм по масличности, которая происходит под влиянием условий культуры, в связи с характером их использования.

На основании имеющихся у нас многочисленных данных становится очевидным, что морфологически и физиологически отличные группы различаются и по накоплению масла. Наиболее низкомасличными являются долгунцы и наиболее высокомасличными кудряши из поливных районов Средней Азии. Стелющиеся льны и средиземноморцы занимают второе по масличности место после кудряшей. В табл. 1 приведены средние цифры по этим группам льнов.

Таблица 1

Содержание масла в отдельных группах льна, в процентах на сухое вещество

Название групп	Средний процент масла	Амплитуда содержания масла	Число образцов	Примечание
Долгунцы	38.92	31.3—41.9	77	СССР, США
Межеумки	40.51	36.3—44.4	256	СССР, Канада
Кудряши	42.78	39.1—47.2	130	Ср. Азия, Юго-зап. Азия, Абиссиния, Китай
Стелющиеся	42.21	40.2—45.0	14	Закавказье
Средиземноморские . .	42.19	38.1—44.7	281	Средиземноморские страны, Аргентина
Крайние колебания . .	38.92—42.78	31.3—47.2	758	—

Ниже приводится табл. 2, составленная на основании литературных данных и анализов лабораторий маслобойных заводов СССР. Из этой таблицы видно, что среди стран, являющихся основными производителями льняных семян, преобладают сорта с более высокой или более низкой масличностью. В северных и северо-западных районах РСФСР преобладают низкомасличные льны (долгунцы). В УССР, БССР, Канаде масличность льнов гораздо

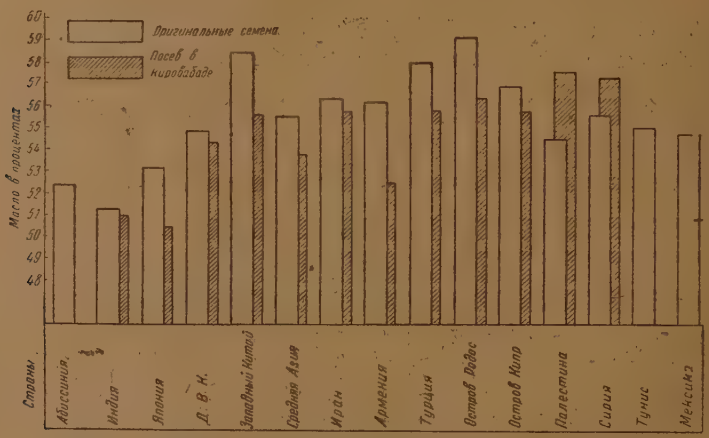
Таблица 2

Среднее содержание масла в семенах льна, в процентах на сухое вещество. Цифры являются средними за 4—5 лет

№ по пор.	Название стран	Средний процент масла	Амплитуда
	СССР		
1	УССР	41.53	40.17—45.1
2	РСФСР (Северный край, Ленинградская, Калининская, Ивановская, Свердловская обл. к северу)	38.50	37.09—41.53
3	РСФСР (Курская, Воронежская, Смоленская обл., Куйбышевский, Саратовский край)	39.04	35.75—43.8
4	БССР	41.28	39.43—43.48
5	Канада	41.12	38.67—44.0
6	США (Северо-западная Дакота, Миннезота, Монтана)	40.42	30.3 —45.4
7	США (Юго-западный Канзас, Небраска, Вост. Колорадо)	38.73	33.93—44.9
8	Аргентина	42.16 [1]	32.71—45.1

выше. Льны Аргентины содержат масла гораздо больше, чем льны из других стран.

Кунжут является другой древней масличной культурой, которая относится к единственному культурному виду *Sesamum indicum* L. Кунжут в настоящее время занимает около 6 млн. га в мировых посевах и является перспективным растением для культуры в южных частях Союза.



Фиг. 2. Содержание масла в семенах кунжута различного происхождения

Как видно из данных фиг. 2, изменчивость масла в семенах различных оригинальных образцов кунжута составляет от 44.2 (Индия) до 61.8% (о. Родос). Наиболее масличные группы кунжутов сосредоточены в Западном Китае (58.43%), в Малой Азии (58.0%) и островах Родос (59.1%) и Кипр (56.9%). Низкомасличные группы сосредоточены в Индии (51.26%) и Японии

[1] Hopper T. H. (North Dakota Bul., 253, 73, 1931) дает более низкие средние цифры по масличности льнов Аргентины за 1930—1931 гг.

(53.40%). Эти различия в целом совпадают с группами кунжутов, отличающихся числом плодолистиков, из которых состоит коробочка (табл. 3).

Таблица 3

Изменчивость количества масла в семенах кунжута репродукции в Кировабаде, в процентах на сухое вещество

Происхождение	Число проанализ. образцов	Средний процент масла	Колебания в колич. масла между образцами	Разность	Тип
		subsp. *bicarpellatum* — *pr. asiaticum* Hild.			
Средне-азиатские респ.	10	53.86	49.8—56.8	7.0	Хивинский, Бухарский, Серахский
Манчжурия	2	55.29	55.2—55.4	3.9	Манчжурский
Дальне-вост. край	5	54.40	52.6—56.5		
Западный Китай	4	55.58	50.9—58.5	7.6	Сев.-западного Китая
Афганистан	10	55.87	53.0—58.6	5.6	Афганистана
Иран	5	55.93	54.2—57.0	2.8	—
Турция	14	55.93	53.9—57.2	3.3	Тарзуса, Баликессира, Айдана, Адалии
Остров Родос	4	56.33	56.8—59.1	2.3	Родоса
„ Кипр	3	55.74	53.6—57.6	4.0	—
Сирия	2	57.38	56.5—58.3	—	Сирии
		pr. abissinicum			
Армянская ССР	4	50.52	50.0—51.0	—	Закавказья
Азербайджанская ССР	8	52.28	50.5—58.9	—	„
		subsp. *quadricarpellatum* Hild.			
Япония	6	50.54	46.2—51.9	5.7	Японии
		pr. palestinicum			
Палестина	8	57.65	56.0—60.3	4.3	Палестины
Индия	9	51.0	48.2—53.0	4.8	Индийский

В настоящее время Гильдебрандт делит культурный вид кунжута на два подвида: с 2 и 4 плодолистиками (subsp. *bicarpellatum* Hild. и subsp. *quadricarpellatum* Hild.).

Наибольшее разнообразие форм этих подвидов приурочено к географическим зонам, которые, по Гильдебрандту, являются центрами разнообразия. Центром разнообразия форм с 2 плодолистиками является Индия, а центром разнообразия форм с 4 плодолистиками является Япония и частично Индия.

Если давать характеристику масличности семян по этим подвидам, то можно сказать, что среди группы с 4 плодолистиками меньше встречается высокомасличных форм, чем в пределах групп с 2 плодолистиками, причем в пределах группы с 2 плодолистиками менее масличными являются позднеспелые типы с темноокрашенными семенами.

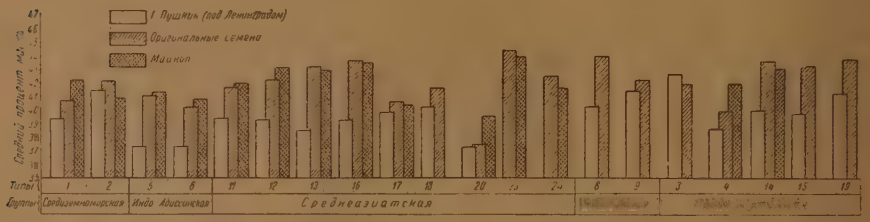
На основании сказанного следует отметить, что эколого-географические условия Западного Китая, Малой Азии с островами Родосом и Кипром, а также направленный отбор, производимый человеком, содействовали выделению высокомасличных форм.

Внутривидовая изменчивость масла при посеве в одних и тех же условиях

На примере двух культур было показано, что отдельные группы льна и кунжута в ряде стран выделяются своей масличностью. Но, насколько особенность кунжутов и льнов этих стран является наследственной и в какой степени сохраняется при перенесении их в условия Советского Союза, видно из диаграмм (фиг. 2 и 3).

Институтом растениеводства произведена эколого-географическая типизация этих растений на основании изучения их поведения в условиях Советского Союза.

На фиг. 3 отдельными столбиками иллюстрируется, как изменяется содержание масла в семенах льна в условиях нескольких пунктов Советского Союза в сравнении с оригинальными. Среднее число получено из анализов многих образцов. Номерами отмечены типы льна согласно эколого-географической типизации. Эти типы объединены в группы, название которых указывает на их происхождение.



Фиг. 3. Сравнительное содержание масла в различных типах льна в оригинальных семенах и репродуцированных в СССР

По кривой можно видеть совпадение результатов анализов оригинальных образцов с результатами анализов образцов, высеваемых в Майкопе. Таким образом выводы, которые нами сделаны на основании исследований оригинальных образцов, правильны для условий зоны Северного Кавказа с достаточным увлажнением.

В условиях г. Пушкина (под Ленинградом) наблюдается повсюду снижение масла в семенах по сравнению с оригинальными образцами, исключая типы 2 (средиземноморцы) и 20 (долгунцы), которые дают такие же результаты, как на юге Союза ССР. Необходимо отметить высокое содержание масла для аргентинских образцов, входящих в состав промежуточной группы (тип 3).

Несмотря на общее понижение количества масла в семенах в урожае г. Пушкина, все же остаются отличия отдельных типов, причем наиболее снизили масличность позднеспелые типы льна (кудряши), частично средиземноморские и малоазиатские льны, а также поражаемые грибами (индо-абиссинские формы). Следовательно, накопление количества масла в семенах тесно связано с происхождением образцов и биологическими свойствами и недоразвитием (поражаемость болезнями).

На фиг. 2 изображены результаты анализов кунжутов, причем столбиками белого цвета представлена амплитуда по оригинальным образцам, а столбиками серого цвета показана изменчивость образцов, репродуцированных в Кировабаде (Закавказье). Выводы, сделанные на основании изучения оригинальных образцов, подтверждаются также результатами анализа репродуцированных образцов в том, что имеются два географических района, где возделываются высокомасличные кунжуты — Западный Китай, Афганистан и Турция с островами. Среди образцов этих стран мы встречаем наиболее масличные формы (табл. 3).

Но, кроме кунжутов этих стран, в условиях Закавказья по масличности выделились палестинские образцы с 4 плодолистиками. Абиссинские формы кунжута настолько позднеспелы, что в условиях Союза не дают семян. Следовательно, в отношении палестинских кунжутов надо допустить, что маслообразовательный процесс находится в лучших условиях, чем в Палестине. Палестинский тип кунжута является устойчивым и слабопоражаемым болезнями.

Принимая во внимание изменения в накоплении масла в условиях Кировабада по сравнению с оригинальными семенами кунжута, можно выделить 3 группы образцов: 1) образцы, у которых содержание масла при репродукции остается таким же, как в оригинальных; 2) образцы, у которых содержание масла значительно понижается по сравнению с оригинальными, и 3) образцы, накапливающие масла больше по сравнению с оригинальными (Палестина).

Переходим теперь к масличным культурам, широко известным в СССР и являющимся относительно «молодыми» культурными растениями. Одной из таких культур является горчица.

Горчица нашего юго-востока пришла из Азии в качестве сорняка посевов льна и здесь была введена в культуру. Эта культура является перспективной и для более северных районов Союза. В табл. 4 приведены результаты исследования коллекции горчицы, высеваемой в Минске. Из таблиц видно, что наиболее масличные формы встречаются среди московских образцов, днепропетровских и западно-китайских. Большого разнообразия по содержанию масла достигают образцы с Поволжья (Саратовский край, Республика Немцев Поволжья), среди которых амплитуда изменчивости масла равна 11.12% (от 31.71 до 42.83%). Если посмотреть, в каких областях встречается большее число высокомасличных форм, то на первом месте стоят московские горчицы (40.76%), как наиболее приспособленные к экологическим условиям Минска, второе место занимают днепропетровские образцы и северокавказские. Образцы же из Малой Азии оказались с самым низким содержанием масла — 36.68%. Малоазиатские горчицы в условиях Минска являются наиболее скороспелыми. Если основная масса коллекции вызревала на 116—117-й день, то малоазиатские вызревали на 97-й день. Сокращение периода вегетации, повидимому, является основной причиной понижения масличности. В табл. 5 приведены средние данные для одних и тех же оригинальных образцов горчиц и высеянных в Минске (табл. 4 и 5).

Как видно, масличность в семенах горчицы снижается тем более, чем

Таблица 4

Изменчивость количества масла в семенах горчицы (*Br. juncea* Czern.) различного происхождения при посеве в Минске в 1929 г.

Происхождение	Число образцов	Средний процент масла	Амплитуда
СССР			
Казахская АССР	6	38.77	36.28—42.61
Поволжье			
Астрахань	10	39.56	37.52 - 42.35
Сталинград	22	39.29	35.84—42.93
Саратовский край, АССР Немцев Поволжья	32	39.00	31.71—42.83
Днепропетровская обл.	8	40.43	37.05—43.06
Северный Кавказ (Терская обл., Сальск)	14	40.2	34.50—41.25
Московская обл.	10	40.76	36.96—43.90
Турция	15	36.68	33.34—39.90
Западный Китай[1]	21	—	35.20—43.44

Таблица 5

Изменение содержания масла в семенах горчиц при репродукции, в процентах на сухое вещество

Происхождение	Число образцов	Процент масла		Средняя урожайн. семян на 1 раст. в г	Разность между образцами
		в оригинальных образцах	при посеве в Минске		
Днепропетровская область	6	44.64	41.28	2.6	3.36
Терская область	5	42.99	38.7	2.3	4.29
Турция	14	44.72	36.86	3.8	7.86

южнее по происхождению образцы. Образцы из Малой Азии в условиях Минска снижают масличность в среднем на 7.86%, днепропетровские горчицы снижают масличность на 3.36%.

По урожаю же семян на одно растение малоазиатские образцы превосходят днепропетровские в 1½ раза (3.8 г вместо 2.3—2.6 г). При репродукции более полной коллекции горчиц в Москве при анализе получены сходные результаты.

Просматривая табл. 6 с результатами анализа горчиц московской репродукции, можно видеть, что Западный Китай, Афганистан, США, Япония с Кореей и Северный Кавказ имеют больше форм с повышенным содержанием масла в семенах. Среди значительного числа номеров (11—15) из этих стран не встретилось образцов с масличностью ниже 36.1%, тогда как из ряда районов и стран, представленных меньшим числом номеров (5—12), попадаются образцы, содержащие 30—31%, и в среднем дают более низкую масличность. Но наряду с образцами низкомасличных горчиц здесь встречаются формы, имеющие очень большое содержание масла в семенах (44.5%). Лишь среди образцов Турции и Монголии не встретились формы, содержащие выше 40% масла.

[1] Посев 1930 г.

Таблица 6

Изменчивость количества масла в семенах горчиц посева 1934 г. в Москве

Происхождение	Число образцов	Средний процент масла	Амплитуда
Саратовский край			
АССР Немцев Поволжья	9	37.76	37.1—40.0
Сталинградский край	20	37.95	35.7—40.7
Сибирь			
Забайкалье, Алтай	14	37.19	36.1—44.5
Средняя Азия			
Туркмения, Казахстан, Узбекистан	6	38.3	33.3—41.2
УССР			
Киевская, Донецкая, Днепропетровская обл.	12	36.02	31.5—44.0
Северный Кавказ			
Адыгея, Терская обл., Кубань	14	39.42	36.1—42.7
Турция	9	36.00	32.3—38.2
Западный Китай	15	41.42	36.1—44.5
Афганистан	5	39.48	36.6—43.6
Монголия	5	37.40	34.8—39.9
Япония и Корея	7	39.59	36.2—42.8
Америка	11	40.7	37.9—45.9

Западно-китайские горчицы являются теми популяциями, откуда могут быть почерпнуты высокомасличные формы (особенно из желтосемянных). Наибольшее же разнообразие форм по масличности мы находим на территории Советского Союза. Это выявляется при посеве их в одном и том же пункте. Этот вывод подтверждается тем, что горчица, как масличная культура, наибольшие площади посевов имеет в Советском Союзе. Из приведенных данных видно, насколько велики перспективы для выведения высокомасличных и урожайных горчиц.

Другой масличной культурой, которая относительно недавно достигла большого разнообразия форм, является подсолнечник. Наш культурный подсолнечник принадлежит к виду *Helianthus annuus* L., дикий предок которого широко распространен в США, культурный же подсолнечник наиболее широко распространен у нас в Союзе, где посевная площадь этой культуры составляет около 3 млн. га. Советский Союз, повидимому, является основным местом разнообразия и формообразования культурных типов подсолнечника.

По данным Н. И. Вавилова, аборигенные формы подсолнечника США не носят следов культуры. Культурные же формы подсолнечника США завезены из б. России. До сих пор неизвестно, какой подсолнечник впервые был завезен испанцами в Европу. Были ли это формы, окультуренные индейцами, которые вновь одичали в США, или это были дикие формы.

Венцлавович выделяет среди вида *Helianthus annuus* L. три подвида: 1) subsp. *sylvestris* (дикий подсолнечник); 2) subsp. *ornamental* (декоративный) и 3) subsp. *cultus* (культурный). В табл. 7 приводится амплитуда изменчивости масла в ядрах и семенах вида *Helianthus annuus* L. Все результаты относятся к урожаю 1930 г. Отрады-Кубанской (Азово-Черноморский край). В этой таблице представлены данные для подвидов и хозяйственных групп

подсолнечника. На основании имеющихся данных можно сказать, что самая большая амплитуда изменчивости количества масла в семенах получена для культурного подвида (от 19.1 до 37.5% в семенах и от 33.7 до 56.6% в ядрах). Второе место по изменчивости занимают дикари (от 19.1 до 30.6%) и более выровненным является подвид декоративных подсолнечников. Среди масличной группы встречаются образцы с наибольшим содержанием масла (37.5%), среди диких форм подсолнечника найдена наиболее широкая амплитуда изменчивости по лужистости семян.

Таблица 7

Амплитуда изменчивости масла в семенах и ядрах в пределах вида (посев 1930 г., Отрада-Кубанская)

Название подвидов и хозяйств. групп	Процент масла в ядре	Процент оболочки в семени	Процент масла в семени	Средний процент масла в семенах одинакового происхождения	Число проанализ. образцов
1. Ssp. *cultus*					
Культурный	33.7—56.6	33.7—54.7	19.1—37.5	27.40	—
Масличные					
Воронежской обл.	40.2—53.5	38.2—50.6	21.3—33.0	26.33	22
Саратовской, Куйбышевск. кр.	41.4—50.0	33.7—46.8	22.5—31.6	25.87	18
УССР (Харьков, Днепропетровск, Одесса)	42.9—55.5	35.7—50.2	22.4—30.95	26.30	35
Северный Кавказ	40.4—56.6	35.1—54.3	22.0—37.5	27.23	38
ДВК и Сибирь	38.7—54.8	36.8—54.7	19.1—31.0	26.13	18
Абхазия	44.6—54.7	40.3—49.6	22.5—32.6	27.14	5
Азербайджан	41.0—51.2	39.2—49.6	24.9—29.0	27.72	5
Межеумки					
Воронежск. обл. и Сев. Кавказ, Армения	42.0—55.8	36.3—47.4	24.5—31.7	27.63	26
Силосные					
Канада, США, Мексика	37.7—55.5	35.3—46.7	23.4—32.3	—	17
2. Ssp. *ornamentalis*					
Декоративный	49.2—50.8	37.1—44.8	29.3—33.2	29.55	31
С. Америка	38.0—57.0	37.1—46.8	23.1—35.5	—	5
Англия, Литва, Германия	38.0—57.0	38.9—46.8	23.1—35.5	—	26
3. Ssp. *sylvestris* (дикари)					
Калифорния, Техас	—	33.3—63.4	19.1—30.6	22—51	27

Следовательно, надо предполагать, что в процессе окультуривания подсолнечника увеличение масла в семенах происходило главным образом за счет уменьшения процента лузги. Несомненно, что первые селекционеры вели отбор на крупность семян и уменьшение их лужистости. Просматривая данные изменчивости масла в семенах культурного подсолнечника одного и того же происхождения, мы видим, что наиболее масличный подсолнечник встре-

чается среди образцов влажной зоны Северного Кавказа и Воронежской области. Эти районы надо считать очагами, благоприятными для выделения высокомасличных форм.

Селекционные сорта, выведенные из воронежских и северокавказских образцов, являются наиболее масличными сортами (Фуксинки, А-41 и другие новые сорта селекции «Круглик»).

Можно сделать вывод, что образцы семян льна, кунжута, подсолнечника, горчиц, происходящих из стран с поливным земледелием или влажных районов, являются в целом более масличными. Для льнов и кунжутов именно здесь встречаются образцы с наиболее высоким содержанием масла. Это происходит потому, что условия произрастания содействуют появлению и сохранению более масличных форм. Активное вмешательство человека в процесс отбора в зависимости от характера использования культуры приводит к закреплению признака или его потере среди разнообразия форм. Долгунцы являются низкомасличными, так как они издавна односторонне отбирались на количество и качество волокна; средиземноморцы высокомасличны, так как они использовались на масло и на волокно; аргентинские льны и кудряши являются высокомасличными, так как возделываются ради масла. Среди таких культур, как лен и кунжут, возделывание которых насчитывает тысячи лет, наблюдается разделение на группы по накоплению масла в семенах. Нахождение этих групп часто приурочено к географическим районам.

Но, как мы видели, этот признак масличности в различных условиях не остается постоянным для всех культур. Здесь происходит изменение либо в сторону уменьшения масла, либо в сторону некоторого его увеличения. Это происходит от ряда биологических свойств отдельных экотипов и образцов. Например, чувствительность к засухе, поражаемость болезнями, ранне- или позднеспелость, а отсюда созревание семян или невызревание являются свойственными определенным экотипам. В нахождении высокомасличных форм можно подметить следующую закономерность: 1) наиболее высокомасличные формы появляются и встречаются чаще в тех условиях, которые наиболее благоприятствуют процессу маслообразования; одним из ведущих условий этого процесса является достаточная влажность почвы; 2) накопление масла в семенах является признаком, зависящим от многих биологических свойств растений, например заболеваемость грибными болезнями отражается, как мы видели, на накоплении масла; сокращение вегетационного периода, особенно периода от цветения до созревания, ведет к уменьшению количества масла; удлинение вегетационного периода, которое ведет к недозреванию и щуплости семян, также приводит к понижению количества масла.

Индивидуальная изменчивость масла в семенах, ее наследственный характер

Выше было показано, какими ресурсами по признаку масличности мы располагаем и где селекционер может черпать этот генофонд.

Подмеченные до сего времени закономерности осуществлены на основа-

нии применения статистического метода средних цифр. Но уже из тех кривых и таблиц, которые мы приводили, было видно, что средние величины для типа слагаются из отдельных цифр, характерных для отдельных представителей. В табл. 8 показана изменчивость количества масла в семенах и пределах типов. Значительную изменчивость масла в пределах типов мы наблюдаем и в других пунктах Союза. Например, в условиях г. Пушкина среди типа льна № 14 встречаются образцы с 38.1% (1684) и 42.1% (1735), среди долгунцов встречаются образцы с 34.5% (263) и 39.9% (295) масла.

Селекционера в практической работе интересуют не средние, а, наоборот, крайние формы, крайние образцы. Но и средние цифры по содержанию масла в семенах для образца также слагаются из ряда цифр, характеризующих отдельные растения и семена.

Таблица 8

Изменчивость масла по сортам в пределах типов льна (урожай 1934 г., Майкоп)

Тип 5		Тип 16		Тип 17		Долгунцы		Тип 3	
№ каталога	Процент масла	№ каталога	Процент масла	№ каталога	Процент масла	№ каталога	Процент масла	№ каталога	Процент масла
2155	38.0	451	40.6	1204	37.4	260	35.2	1172	39.9
1100	39.1	2575	45.4	862	38.8	288	38.6	1168	43.8
2999	43.5	1936	46.0	1360	42.6	295	39.6	304	42.5

В биохимической лаборатории ВИР в 1933 г. был поставлен опыт с изучением индивидуальной изменчивости в двух географических точках. В сравнимых условиях был произведен посев представителей от каждого эколого-географического типа. На время цветения изолировались целые делянки марлевыми изоляторами для исключения возможности перекрестного опыления. После цветения изоляторы снимались. От каждого образца было взято от 50 до 100 растений и в семенах каждого растения определено масло.

В табл. 9 приведена часть данных, полученных Е. В. Додоновой. Как видно из таблицы, в пределах образцов по отдельным растениям существуют большие колебания.

Таблица 9

Изменчивость количества масла по растениям в пределах образцов урожая 1933 г. (ст. Латная Воронежской обл.)

Тип	Происхождение	Число раст.	Колебания	Разность	Коэффициент вариации C	Средний процент масла	Средняя ошибка
2	Сицилия 2528	59	38.2—45.0	6.8	3.586	41.93	±0.19
5	Абиссиния 2472	75	33.4—38.0	4.6	3.068	35.83	±0.12
17	Харьков	75	39.0—43.3	4.5	2.770	41.14	±0.13
22	Псковская обл. 256	74	37.2—40.8	3.6	2.258	38.89	±0.10
4	Малая Азия 1955	75	38.6—47.0	8.4	4.624	42.64	±0.29
5	Абиссиния 2472	75	33.41—38.0	4.6	2.068	35.84	±0.12.

Коэффициент вариации С показывает степень изменчивости отдельных образцов. Амплитуда изменчивости так называемых чистых линий иная, чем для популяции. Например, при определении масличности семян отдельных растений в популяции и чистой линии, полученной из этой же популяции, найдено, что популяция имеет большую амплитуду (см. табличку справа).

Малая Азия	К — 1935
Популяция	Чистая линия
39—47%	40—45%

Такая же работа по изучению индивидуальной изменчивости проделана для кунжута. При этом получены следующие колебания из 21—27 отдельно проанализированных растений:

Таблица 10

Индивидуальная изменчивость масла в семенах кунжута (Ташкент, данные Х. Б. Шифрин)

Происхождение	Среднее	Амплитуда	Число растений
Узбекистан 74	58.37	55.73—66.24	21
Малая Азия 206	54.87	51.48—60.85	27
Малая Азия 171	57.04	54.07—62.5	17
Бухара, 593. Линия	56.5	50.26—61.2	20
		54.6—	

Отсюда нами был сделан вывод, что эта индивидуальная изменчивость в известной своей части является наследственной.

Получив такую изменчивость на примере со льном, мы отобрали семена от высоко- и низкомасличных растений, потомство которых высевалось и анализировалось в течение двух поколений. В табл. 11 представлено два примера с полученными результатами. Этими опытами доказывается наследственный характер наблюдаемой нами изменчивости.

Таблица 11

Наследственная изменчивость количества масла в семенах льна, в процентах на сухой вес (посев в Отраде-Кубанской)

Годы опыта и название образцов	Высокомасличные растения			Низкомасличные растения		
	Число раст.	Средний процент масла	Колебания	Число раст.	Средний процент масла	Колебания
Кудряш хивинский						
1	1	43.6	—	1	39.8	—
2	7	45.3	44.8—46.2	2	39.1	33.9—41.5
3	26	42.8	41.7—44.5	44	41.9	39.9—43.5
Средиземноморский крупносемянный						
1	1	43.7	—	1	37.5	—
3	39	45.5	44.0—47.0	50	40.2	39.3—43.2

Одновременно произведенное циклическое скрещивание в пределах одного и того же образца, но с разными по содержанию масла растениями,

а также с растениями различных образцов, дало одинаковую амплитуду изменчивости в гибридных растениях F_1 (табл. 12) и в гибридных семенах F_0.

Эти данные говорят в пользу наследственной изменчивости масла в семенах отдельных растений.

Следует обратить внимание на значительную разницу по содержанию масла в гибридных семенах отдельных вариантов скрещиваний, приведенных в табл. 13.

Таблица 12

Содержание масла в семенах родительских растений и их гибридах

№ по пор.	Процент масла у родит. раст. ♀	Процент масла у родит. раст. ♂	Число раст. F_1	Процент масла в гибридах F_1 Колебания	Процент масла в гибридах F_1 Средний процент	Происхождение растений Материнские	Происхождение растений Отцовские
1	43.7	44.5	6	44.0—44.8	44.4	Средиземноморск.	Белосем. кудряш хивин.
2	37.5	39.2	8	40.0—42.4	41.37	„	„ „ „
3	38.2	39.2	8	40.0—43.4	41.1	„	„ „ „
4	43.7	37.5	4	42.2—44.2	42.9	„	Средиземноморск.
5	37.5	41.7	7	41.0—43.2	41.94	„	„
6	38.2	38.1	10	37.0—42.4	39.90	„	„
7	39.8	38.2	3	40.6—40.8	40.67	Белосем. кудряш	„
8	39.2	39.8	4	38.4—40.6	39.6	„ „	Белосем. кудряш

Таблица 13

Содержание масла в родительских семенах и в семенах гибридов F_0 и F_1

№ по пор.	Процент масла в родит. семенах ♀	Процент масла в родит. семенах ♂	Процент масла в гибридных семенах F_0 № семян	Вес семян	Процент масла	Растения F_1 № раст.	Процент масла	Происхождение растений Материнские	Происхождение растений Отцовские
1	38.2	44.5	1	5.21	32.5	1	42.0		
			2	4.35	29.8	2	41.0	Средиземноморец, раст. 141	Хивинск. желтосем. кудряш, раст. 52
			3	5.10	40.5	3	41.6		
2	44.5	46.1	1	3.84	49.7	1	45.4		
			2	4.24	51.2	2	45.0	Хивинск. желтосем. кудряш, раст. 52	Хивинск., раст. 42
			3	4.48	52.0	3	45.0		

Нас интересовало, какова изменчивость масла в отдельных семенах подсолнечника, взятых из одной и той же корзинки. В табл. 14 приведены два примера с изучением масла в отдельных семенах, из которых видна большая изменчивость. Эта изменчивость не закономерна; ее можно было бы ожидать и в виде уменьшения количества масла в семенах от периферии к центру. Процент масла в пределах корзинки колеблется от 55.0 до 67.9 и от 37.2 до 60.9. Полученные данные находят объяснение в большом расщеплении, которое наблюдается у подсолнечников по целому ряду признаков (хозяйственных и систематических).

Таблица 14

Процент масла в отдельных семенах из свободно цветущих корзинок подсолнечника (урожай 1932 г., Краснодар)

№ каталога	Обознач. рядков семян, начиная с края корзинки	Процент масла в рядках корзинки						Средний процент
524	1	45.6	48.2	50.2	50.4	60.9	—	—
	3	48.8	45.4	—	—	—	—	—
	5	39.2	52.5	42.9	53.2	47.3	—	—
	7	40.6	40.5	51.10	55.4	—	—	—
	9	37.2	55.4	—	—	—	—	—
		Средний процент						47.6
256	1	61.7	67.9	61.7	58.5	60.3	—	—
	3	56.5	62.0	55.0	56.4	64.0	—	—
	5	—	59.6	57.6	56.6	61.6	—	—
	7	—	58.7	61.2	55.6	60.4	—	—
	9	61.9	65.4	59.7	67.4	—	—	—
	11	—	65.7	67.2	64.5	58.6	—	—
		Средний процент						61.3

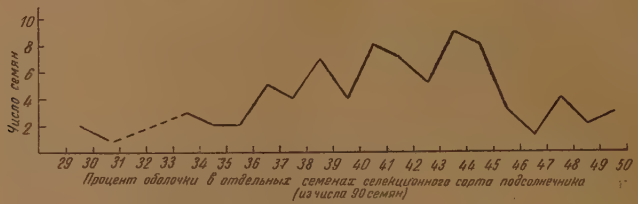
Определив такую изменчивость, мы проанализировали семена из средних проб от нескольких сортов подсолнечника и среди них нашли большую изменчивость по содержанию масла в ядрах, а также по лужистости отдельных семян. Как видно из диаграмм 4 и 5, содержание масла колеблется от 52 до 73%. Процент лужистости отдельных семян колеблется от 29.5 до 50.

Фиг. 4. Изменчивость масла и процента оболочки в отдельных семенах селекционного сорта, выносливого к заразихе расы В. (урожай 1935 г.)

Многовершинный характер кривой по изменчивости процента оболочки в семенах подсолнечника указывает на большие возможности по повышению содержания масла в семенах путем отбора семян с тонкой оболочкой из образцов, содержащих высокий процент масла в ядре. Этот прием будет плодотворным и для других масличных культур. Достаточно сказать, что в семенах льна оболочка составляет до 44% от веса семени. Несомненно, что процент оболочки в семенах льна вариирует в значительных пределах. Подсолнечник является перекрестно-опыляющимся растением, которое дает большое количество семян, причем каждое из семян является носителем своих наследственных признаков. Поэтому здесь необходимо характеризовать не отдельные растения, но уже отдельные семена, причем определять масло

так, чтобы сохранилась всхожесть семян. Для этой цели нами было разработано несколько методов, которые позволили определить масло в части семени.

Основной вопрос, который возникает,— это вопрос о характере распределения масла в семени. В масличных семенах масло распределяется равномерно, в отличие от злаков, где оно накопляется в наибольшем количестве



Фиг. 5. Проценты оболочки в отдельных семенах селекционного сорта подсолнечника (из числа 90 семян)

в зародышах. Семена же масличных представляют собою сплошной зародыш, покрытый оболочкой [1]. Следовательно, увеличение масла в злаках идет главным образом за счет увеличения зародыша, в масличных же семенах — за счет увеличения масла в клетках ядра (семядолей) и уменьшения толщины оболочки.

Таблица 15

Изменчивость количества масла и веса семян в пределах отдельных коробочек (Отрада-Кубанская)

№ семян	Вес семян	Процент масла	Происхождение
1-е растение			Средиземноморец (Алжир 1)
1	10.26	41.8	
2	7.65	37.7	
3	7.71	36.7	
4	8.80	40.4	
5	7.17	36.4	
2-е растение			„
1	11.62	44.5	
2	11.86	43.4	
3	11.87	39.2	
4	12.07	39.2	
3-е растение			Кудряш (средне-азиатск.)
1	4.60	40.4	
2	4.34	46.7	
3	4.65	47.5	
4	4.77	45.0	
5	4.74	46.4	

Мы выбрали высокомасличные семена для повышения масличности сорта, а низкомасличные семена служат контролем. У нас имеются все основания ожидать, что таким путем можно быстрее достигнуть цели. Этот прием по-

[1] Семена двудольных и многодольных растений состоят из зародыша, покрытого оболочкой.

зволяет произвести отбор растений в пределах сорта, популяции и пр., т. е. дает возможность шире использовать тот материал, которым располагает селекционер.

Для изучения наследуемости признака масличности в таких мелких семенах, как лен, нами был принят метод характеристики масличности семян по семени, находящемся с ним в одном гнезде, так как наблюдается совпадаемость масличности этих семян при условии одинаковости их веса. В пределах же коробочки льна наблюдаются значительные изменения в количестве масла и в весе семян, что, повидимому, зависит не только от условий развития, но и от происходящих наследственных изменений (табл. 15).

При скрещивании растений, выросших из семян, в которых процент масла определен по семени, находящемуся рядом с ним в одном гнезде, получены результаты, представленные табл. 13.

Заключение

В пределах видов и эколого-географических типов существует большая изменчивость по содержанию масла в семенах. Среди некоторых находящихся в культуре видов масличных растений наблюдается значительная дифференциация по накоплению масла в семенах отдельными группами (лен, кунжут), что позволяло вести селекцию групповым отбором.

Группы стран и районов характеризуются наличием большого числа высокомасличных форм, что подтверждается средними данными. Высокомасличные формы встречаются в большем числе в условиях благоприятной влажности почвы. Накопление масла в семенах зависит от биологических свойств отдельных групп и форм.

Наблюдаемая изменчивость является наследственной для определенных условий произрастания.

В пределах каждой популяции и селекционных сортов существуют наследственные различия между отдельными растениями.

Все сказанное создает перспективы для выведения новых сортов с более высоким содержанием масла по сравнению с имеющимися у нас сортами.

Биохимическая лаборатория.
Всесоюзный институт растениеводства.

Поступило.
15.VI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Вавилов Н. И., Центры происхождения культурных растений, Тр. по прикл. ботан., селек. и генет., 16 (2), 1926.

[2] Вавилов Н. И., Ботанико-географические основы селекции, 1935. Сельхозгиз. См. также Теорет. основ. селекции растений, 1, 17—73, 1935.

[3] Венцлавович Ф. С., Подсолнечник (Helianthus annuus L.). Мировые растит. ресурсы как исходн. материал для селекции. Сб. Масличные культуры (6): стр. 5—40, 1935.

[4] Гильдебрандт В. А., Кунжут (Sesamum indicum L.), там же (6), стр. 97—119, 1935.

[5] Эллади Е. В., Экологическая типизация льнов, там же (6), стр. 41, 1935.

[6] Colemann D. D. and Fellows H. C., Oil content of flaxseed, with comparisons of tests for determining oil content, U. S. Depart. Agric. (1471), 1—35, 1927.

[7] Hopper Th., Chemical Analysis of Argentine Flaxseed, Agric. Exp. St. North Dakota (253), 73—82, 1931.

A. J. YERMAKOV. INDIVIDUAL AND INTRASPECIES VARIABILITY OF THE OIL CONTENT OF SEEDS

SUMMARY

The oil content of seeds is subject to considerable variation within the species and ecologie or geographic types of plants. In certain cultivated oleaginous plants (flax, sesame) the differentiation of definite groups is observed according to oil content, which offer a basis for group selection.

Some groups of lands and regions are characterized by the presence of a great number of highly oleaginous forms, as evidenced by the average analytical data. Highly oleaginous forms are abundant under favorable conditions of soil humidity. The storage of oil in the seeds depends upon the biological properties of the individual groups and forms. Within definite growth conditions the observed variability is hereditary.

Within the limits of each population or selection sort there exist hereditary variations on the single plants.

The above said shows that the outlook is favorable for the breeding of new sorts superior in oil content to the sorts available at the present date.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. С. ОКАНЕНКО

МАТЕРИАЛЫ К БИОХИМИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ СОРТОВ СВЕКЛЫ

Изучение динамики углеводов в листьях и корнях различных сортов свеклы, а также прививка листьев кормовой свеклы на корень сахарной свеклы и наоборот показали, что в корне идет не пассивный процесс сахароотложения, а происходят активные биохимические процессы, связанные со специфическими функциями тех или иных тканей.

Сравнительное изучение родительских форм различных сортов свеклы и их гибридов показало, что состав последних может сильно отличаться от родительских форм. В частности, при скрещивании Мангольда и красной и столовой свеклы получился гибрид, обладающий более высоким, чем исходные формы, весом корня и процентом сахара.

I. О СПЕЦИФИЧНОСТИ САХАРОНАКОПЛЕНИЯ У РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ И РАЗНЫХ РАС САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Огромные различия в весе корня и особенно в проценте сахара у различных сортов и рас свеклы давно привлекали внимание исследователей. Было весьма заманчиво выяснить особенности тех процессов, которые ведут к столь различному содержанию процента сахара. Будучи обусловлены генетической природой сорта или расы, эти процессы нам мало известны в физиологическом и биохимическом отношении.

При фотосинтезе растение только добывает сахара. Дальнейшая утилизация этих сахаров на процессы роста и сахароотложения идет по путям, мало уже нам известным, в соответствии с теми или иными особенностями в организации самих растений.

Познать, какие же именно особенности в строении растений содействуют накоплению того или иного процента сахара, это и значило бы решить поставленную задачу. Вместе с тем это помогло бы дать указания селекционеру при выведении сортов: на какие особенности растения ему надо направлять свое внимание и с какими особенностями надо брать сорта для создания тех или иных синтетических форм.

Также еще не решен старый для свеклы вопрос о том, в какой форме происходит перемещение в корень накопленных ассимилятов. Если оно идет в виде восстанавливающих сахаров, то для селекционера важна только общая продуктивность листа и интенсивность вторичного синтеза сахарозы в корне; если же отток идет в виде сахарозы, тогда представляет интерес

продукция сахарозы в листе и синтетическая активность инвертазы. В самое последнее время возникла новая точка зрения на роль потенциальных возможностей плазмы в самом процессе сахаронакопления (Рубин), исходя из развитого проф. Опариным ([13], [17]) представления о работе ферментов в живом листе.

Так как в настоящее время у нас нет еще методов для познания тонких особенностей плазмы, которые лежат в основе сахарообразования и сахароотложения, то мы изучали динамику сахаров у различных сортов и рас, учитывая, что это позволяет нам приблизиться к пониманию самого механизма явления. Материалом для этих исследований послужили растения, выращенные на полевом участке ВНИС (Киев, Батыева Гора).

Определение сахаров производилось по Бертрану, а резервных углеводов — гидролизом 2% HCl в течение 3 час. на кипящей водяной бане и последующим определением восстанавливающих сахаров. Сахара везде исчислялись на сырой вес.

Динамика сахаров в листьях различных сортов *Beta vulgaris*

Колен (Colin) ([27]), искавший специфические различия листовой ткани кормовой и сахарной свеклы, исследовал содержание сахаров в листьях взрослой свеклы и не обнаружил там никаких различий. Это привело его к заключению, что особенности механизма сахаронакопления в сахарной и кормовой свекле должны находиться в других местах.

Исследованная мною динамика сахаров в различных сортах в конце вегетации дала следующую картину:

Таблица 1

Динамика сахаров

Название рас и сортов	Листья				Черешки			
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Резервные углеводы	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Резервные углеводы
8/X 4 часа дня								
Сахарный	2.88	1.31	4.19	1.35	3.95	0.92	4.87	1.21
Мангольд [1]	2.93	1.04	3.97	1.61	2.52	1.53	4.05	0.95
Арним Кривенский [2]	2.88	1.57	4.45	1.24	—	—	—	—
9/X 7 час. утра								
Сахарный	2.58	0.61	3.19	1.18	3.01	0.62	3.62	0.91
Убыль за ночь	— 0.30	— 0.70	— 1.00	— 0.17	— 0.94	— 0.30	— 1.25	— 0.31
Мангольд	2.76	1.18	3.95	1.21	2.86	1.17	4.05	0.83
Убыль за ночь	— 0.17	+ 0.14	— 0.02	— 0.40	+ 0.34	— 0.33	0.00	— 0.12
Арним Кривенский	2.51	0.83	3.34	1.12	1.16	0.79	1.95	0.67
Убыль за ночь	— 0.37	— 0.74	— 1.11	— 0.12	—	—	—	—

У взрослых растений в конце вегетационного периода листья у салатной, кормовой и сахарной свеклы имеют одинаково высокое содержание сахаров. Наблюдается лишь некоторое отличие листьев кормовой свеклы от сахарной: в них больше сахарозы (и абсолютно и относительно) и меньше

[1] Салатный сорт.
[2] Кормовой сорт.

резервных углеводов. Представляет также интерес разница в количестве сахаров утром и днем, которую можно рассматривать как отток ассимилятов: у Мангольда он в это время наименьший.

В черешках у кормовой свеклы сахаров значительно меньше, чем у сахарной и столовой. Это ведет к тому, что у сахарной свеклы и Мангольда нет падения концентрации сахаров в направлении к головке корня (даже наоборот); у кормовой свеклы это падение очень ясно заметно.

Вышеприведенные данные представляют типичную картину распределения сахаров в листьях у различных сортов во второй части вегетационного периода. Однако, чтобы ближе подойти к этому явлению, я исследовал динамику сахаров в разное время вегетации.

Таблица 2

Сахара в листьях свеклы в 9 час. утра 3/VI (при начале линьки корней)

Название рас и сортов	В листьях				В корнях			
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Резервные углеводы	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Резервные углеводы
Харьков	0.32	0.18	0.50	0.29	0.24	0.88	1.12	1.20
Ваганка	0.33	0.08	0.41	0.23	0.15	0.94	1.09	1.06
Кальник	0.15	0.14	0.29	0.29	0.44	0.90	1.34	1.33
Арним Кривенский	0.14	0.07	0.21	0.31	0.25	0.27	0.52	0.79

Результаты. 1. В листьях кормового сорта Арним Кривенский сахаров меньше, чем в сахарных сортах. Резервных углеводов у всех сортов почти одинаковое количество. Поэтому отношение резервных углеводов к сахарам у кормового сорта выше.

2. В корнях кормового сорта сахарозы меньше, чем у сахарных сортов, а восстанавливающих сахаров — одинаковое количество; резервных углеводов на этой стадии больше, чем сахаров. Кормовой сорт содержит резервных углеводов меньше, чем сахарный.

Таблица 3

Динамика сахаров 21/VI (линька корней еще не закончена)

Название рас и сортов	Листья			Изменения		
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего
9 час. утра						
Уладовка	0.66	0.17	0.83	—	—	—
Кальник	0.72	0.28	1.00	—	—	—
Эккендорф	0.44	0.31	0.75	—	—	—
2 часа дня						
Уладовка	0.85	0.47	1.32	+0.19	+0.30	+0.49
Эккендорф	0.33	0.57	0.90	−0.11	+0.26	+0.15
3 часа ночи						
Уладовка	0.39	0.18	0.57	−0.46	−0.29	−0.75
Эккендорф	0.36	0.35	0.71	+0.03	−0.22	−0.19

Результаты. 1. Кормовой сорт (Эккендорф) накапливает в листьях сахаров меньше, чем сахарные сорта. Менее интенсивное накопление следует отнести не за счет сильного оттока, а скорее за счет приниженной ассимиляции (исходя из данных динамики сахаронакопления в 3 часа ночи и в 2 часа дня).

2. Отношение сахарозы к восстанавливающим сахарам у кормового сорта выше.

В следующем опыте (табл. 4) материал дан из последнего пересева; несмотря на поздние сроки анализа (27—29/IX), свекла была еще молода (это подтверждается и содержанием общего количества сахаров в листьях).

Таблица 4

Сахара в листьях и черешках свеклы
28/IX

Название рас и сортов	Листья			Черешки			Изменен. в листьях		
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего
12 час. 35 мин. дня (день жаркий и солнечный)									
Мангольд	1.42	0.47	1.89	3.39	1.55	4.94	—	—	—
Уладовка	0.69	0.69	1.38	4.67	0.38	5.05	—	—	—
Арним Кривенский	0.22	0.35	0.57	0.71	0.35	2.06	—	—	—
29/IX 6 час. утра (облачно)									
Мангольд	1.01	0.25	1.26	3.00	1.15	4.15	— 0.41	— 0.22	— 0.63
Уладовка	0.70	0.32	1.01	4.35	0.70	5.05	+ 0.01	— 0.37	— 0.36
Арним Кривенский	0.22	0.03	0.25	1.52	0.17	1.69	0.0	— 0.32	— 0.32

Результаты. 1. На этой стадии роста больше всего сахаров в листьях Мангольда и меньше у кормового сорта.

2. Отток в абсолютных цифрах больше всего у салатного сорта Мангольд; так как вес корней у Мангольда наименьший, то надо думать, что в это время совершается сильное разрастание листовой поверхности. В процентах к содержанию сахаров наибольший отток у Арнима.

Сопоставляя данные из всех приведенных опытов, можно сказать, что на ранних стадиях роста наблюдается некоторая специфичность листового аппарата (понимая под специфичностью результирующую всех особенностей физико-химического строения плазмы и анатомо-физиологической организации листа). Кормовые сорта содержат сахаров меньше. У взрослых растений количество сахаров у кормового и сахарного сортов одинаково. Более всего их часто бывает у Мангольда.

Однако на наблюденные соотношения надо смотреть как на примерную картину, ибо накопление сахаров представляет довольно неустойчивую величину, зависящую от метеорологических условий, почвы, возраста растений, времени года и т. п. Тем не менее и у взрослых растений некоторая специфика листового аппарата наблюдается. Как уже выше было указано, в листьях кормовой свеклы относительное содержание сахарозы несколько выше, чем у сахарной. Однако наиболее важным фактом является то, что

во вторую половину вегетации количество сахаров в листьях кормовой и сахарной свеклы одинаково. Вторая часть вегетации протекает при большой ассимиляционной поверхности и в значительной мере предопределяет прирост веса растения.

С другой стороны, при одном и том же содержании сахаров в листьях, в корнях наблюдается разный процент сахара: у салатного сорта вдвое, а у кормового втрое ниже, чем у сахарного, несмотря на то, что источник кинетической энергии для передвижения сахаров[1] — разница осмотического давления — у всех сортов в это время более или менее одинаков. Повидимому, в данном случае определяющим моментом является синтезирующая деятельность корня. К этому мы еще вернемся ниже при изложении распределения сахара в корне.

Изучение рас сахарной свеклы

Если особенности листовой ткани у разных сортов и рас мало отражаются на накоплении процента сахара в корнях, то на продукцию сахара как в самых листьях, так и в корнях эти особенности, несомненно, должны оказать влияние.

Для выяснения расовых отличий в специфичности листовой ткани были взяты контрастные морфологические расы со стоячей ботвой и с распластанной. Так как взрослые листья более характерны по этому признаку, а молодые меньше, динамика сахаров у них учитывалась отдельно (табл. 5).

1. Расы различаются по динамике сахаронакопления у взрослых листьев: в то время как у расы с распластанной ботвой количество сахаров почти не меняется, у расы со стоячей ботвой наблюдается и максимум и, особенно резко, минимум. Повидимому, условия для оттока сахаров у второй расы гораздо благоприятнее, чем у расы № 1, где отток почти не выражен.

2. Динамика сахаров у молодых листьев более ярко выражена у расы со стоячей ботвой. Возможно, что совершающееся здесь днем обогащение сахарами молодых листьев происходит за счет перекачки сахаров из старых листьев, ибо монозы, более подвижная форма, у старых листьев не увели-

---

[1] По теории Мюньха, источником кинетической энергии для передвижения ассимилятов надо считать разницу в осмотических давлениях. Первым автором, пытавшимся экспериментально обосновать роль осмотического давления в передвижении веществ, был Макен (Maquene) ([31]). Он исследовал осмотическое давление сока, выжатого из листьев и корня, и нашел их равными; учитывая необходимость поправки на разницу температур листьев и корня, он полагает, что осмотическое давление в листьях выше. Данные Смирнова ([23]) не подтвердили этого: в листьях давление оказалось ниже. Однако нужно знать осмотическое давление не выжатого сока, а отдельных клеток и тканей. Определения осмотического давления, произведенные плазмолитическим методом Руландом ([33]), дали для листа 0.95 моля сахарозы, для черешков 0.70 моля.

Еременко ([3]) наблюдал в эпидермисе листьев давление, доходящее до 22 атмосфер.

Коваленко ([6]), исследуя клетки мезофилла листа, наблюдала осмотическое давление до 1.8 моля селитры. Эти цифры значительно превышают величину осмотического давления в корне. Но передвижение в корень зависит еще от целого ряда других анатомических и физиологических особенностей растений.

Значение осмотического давления для передвижения сахаров видно еще и из факта постепенного обогащения листьев сахарами к концу вегетационного периода (примерно в 10 раз по сравнению с молодыми стадиями).

Таблица

Динамика сахаров в листьях морфологических рас

Название рас и их характеристика	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Изменения по сравнению с предыдущим сроком: Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Характеристика проб (в г): Вес корня	Вес листы	Вес черешков
6/VIII 11 час. дня									
№ 1. Раса с распластан. ботвой:									
а) взрослые листья	0.87	0.30	1.17	—	—	—	—	—	—
б) молодые листья	1.09	0.32	1.41	—	—	—	—	—	—
№ 2. Раса со стоячей ботвой:									
а) взрослые листья	0.56	0.53	1.09	—	—	—	—	—	—
б) молодые листья	1.18	0.25	1.41	—	—	—	—	—	—
6/VIII 5 час. дня									
№ 1. Взрослые листья	0.94	0.25	1.19	+ 0.07	— 0.05	+ 0.02	205	252	94
№ 2. а) взрослые листья	0.55	0.71	1.26	— 0.01	+ 0.18	+ 0.17	270	180	120
б) молодые листья	1.42	0.46	1.88	+ 0.24	+ 0.21	+ 0.47	—	—	—
7/VIII 5 час. утра									
№ 1. а) взрослые листья	0.94	0.23	1.18	0.00	— 0.02	— 0.01	208	298	94
б) молодые листья	1.05	0.45	1.50	—	—	—	—	—	—
№ 2. а) взрослые листья	0.30	0.18	0.48	— 0.25	— 0.53	— 0.78	256	303	150
б) молодые листья	1.47	0.33	1.80	— 0.95	— 0.13	— 1.08	—	—	—

чились, а у молодых увеличились; сахароза же, менее подвижная форма, увеличилась примерно одинаково.

3. Ярко выраженный отток у взрослых листьев, по сравнению с молодыми, говорит за то, что они являются основными поставщиками сахаров для корня.

4. Процент сахарозы во взрослых листьях выше у расы со стоячей ботвой, что, видимо, находится в связи с повышением гидролитической активности инвертазы при подвядании листьев ([10]), а распластанные расы как раз склонны к подвяданию в жаркие дни.

5. Процент сахарозы выше у взрослых листьев, чем у молодых.

6. Разница в динамике сахаров дает основание назвать данные расы не только морфологическими, но и морфофизиологическими.

7. Более ярко выраженный отток сахаров у расы со стоячей ботвой связан с повышенным весом корней.

В следующем опыте (табл. 6), где были взяты (из коллекции О. К. Коломиец) расы с длинной хреновидной ботвой и с ботвой округлой, также были получены различия в динамике сахаров.

Пробы а) и б) являются параллельными для расы, но различными по физиологической дифференциации (по интенсивности окрашивания пробы Сакса: а) — более окрашенные, б) — менее окрашенные), о чем будет сказано ниже. Поэтому надо сравнивать а) с а) и б) с б) у каждой расы. Сравнение показывает, что длинная хреновидная ботва накопляет сахара меньше, чем округлая. Отток сахаров и переход резервных углеводов также у последней расы выше. Для дополнения характеристики этих рас следует

Таблица 6

Динамика сахаров в листьях морфологических рас

Характеристика рас	Процент на сырой вес				Изменение за ночь			
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Резервные углеводы	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Резервные углеводы
19/VIII 3 часа дня (жарко)								
1. Длинная хреновидная ботва:								
а) более окрашивающаяся по Саксу	1.41	0.67	2.08	1.31	—	—	—	—
б) менее окрашивающаяся по Саксу	0.92	0.50	1.42	0.94	—	—	—	—
2. Округлая ботва:								
а) более окрашивающаяся по Саксу	1.79	0.96	2.75	1.05	—	—	—	—
б) менее окрашивающаяся по Саксу	1.79	0.51	2.30	1.43	—	—	—	—
3. Гигантская ботва	0.73	0.60	1.43	1.33	—	—	—	—
20/VIII 5 час. утра								
1. Длинная хреновидная ботва:								
а) более окрашивающаяся по Саксу	0.86	0.24	1.11	0.91	— 0.55	— 0.43	— 0.97	— 0.40
б) менее окрашивающаяся по Саксу	0.71	0.14	0.84	0.85	— 0.21	— 0.36	— 0.58	— 0.09
2. Округлая ботва	1.12	0.34	1.46	0.70	— 0.67	— 0.17	— 0.84	— 0.63
3. Гигантская ботва	0.76	0.21	0.97	0.67	+ 0.03	— 0.39	— 0.46	— 0.66

сказать, что раса с округлой ботвой оказалась более урожайной (вообще, по данным О. К. Коломиец, расы с хреновидной ботвой менее урожайны, чем с округлой ботвой).

Раса с гигантскими листьями по динамике накопления сахаров не выделяется, но выделяется по подвижности резервных углеводов.

Разница в задержке сахаров хорошо увязывается с характеристикой ботвы — отношением количества ассимиляционной ткани к черешкам — проводящим элементам. Однако столь хорошая увязка плохо согласуется с современной теорий передвижения ассимилятов, развитой Мюньхом.

Изучение контрастных марок сахарной свеклы

Для селекционеров наибольший интерес представляет вопрос, существует ли разница в листовом аппарате у контрастных марок: ультраурожайной и ультрасахаристой.

Предварительные опыты показали, что для разрешения этого вопроса необходима методика, отличающаяся особой тщательностью. Н. И. Орловским было показано, что существуют некоторые различия в реакции этих марок на пробу Сакса. Поэтому Н. И. Орловским с растений предварительно были взяты и обработаны по Саксу пробы листьев (иодная проба). По интенсивности окраски иодной пробы все растения разбиты на группы: с темной окраской (I), со светлой (IV) и промежуточные (II и III). Таким образом из каждой марки было взято по две пробы, которые являлись физиологически разными типами[1].

[1] Подсчет показал, что в каждой марке содержится примерно одинаковое число растений каждой группы.

Таблица 7

Динамика сахаров в листьях урожайной и сахаристой марок

Название марок	В процентах на сырой вес		Изменения		Характеристика проб (в граммах)		
	Всего сахара	Резервных углеводов	Всего сахара	Резервных углеводов	Средний вес корня	Средний вес ботвы	Средний вес черешков
18/IX 12 час. дня (солнце)							
Янаш I	4.64	0.76	—	—	356	310	—
Янаш IV	3.52	0.49	—	—	344	285	—
Харьков I	4.23	0.78	—	—	—	—	—
Харьков IV	3.03	0.72	—	—	—	—	—
18/IX 4 часа дня							
Янаш I	6.06	0.89	+1.42	+0.13	355	334	33
Янаш IV	4.32	1.10	+0.80	+0.61	338	325	32
Харьков I	4.69	1.11	+0.46	+0.33	390	350	25
Харьков IV	3.71	0.87	+0.68	+0.15	353	225	24
19/IX 6 час. утра							
Янаш	3.42	0.67	−1.8	−0.32	344	—	36
Харьков II	3.81	0.59	−0.65	−0.46	390	—	29
Харьков III	3.36	0.48	—	—	360	—	29

Полученные данные показывают, что ультрасахаристая марка Янаш к 4 часам дня накапливает в листьях больший процент сахара, чем ультраурожайная марка Харьков.

За ночь этот избыток сахара оттекает, и к утру обе марки имеют, примерно, одинаковое количество сахаров. Наблюдается суточный ход не только в динамике сахаров, но и в динамике нерастворимых резервных углеводов. В полдень количество их больше, а к утру меньше. Точного параллелизма между содержанием сахаров и резервных углеводов не наблюдается.

Предварительная разбивка по пробе Сакса дает определенные результаты: группа с более темной окраской оказывается с большим количеством сахаров, а часто и резервных углеводов.

Группы растений, составляемые по интенсивности окраски (по Саксу), отличаются больше, чем контрастные марки.

В следующем опыте с тем же материалом, но в более поздний период вегетации, получены такие данные (табл. 8).

Различие в сахаронакоплении и динамике резервных углеводов наблюдается и в условиях этого опыта. Общее количество сахаров и резервных углеводов к этому времени (17/X) возрастает, причем количество резервных углеводов увеличилось значительно больше, чем количество сахаров.

Динамика резервных углеводов приобрела другой характер по сравнению с предыдущим опытом. Максимум их наблюдается не в полдень, а на рассвете. Группы растений, отобранные по пробе Сакса, опять дали различие по количеству сахаров.

Наблюдаются также различия в количестве сухого вещества в листьях (в процентах сухого вещества на сырой вес). Ультрасахаристые марки со-

Таблица 8

Динамика интенсивности окраски

Название марок	Проценты в листьях		Изменения		Характеристика проб			
	всего сахара	резервных углеводов	всего сахара	резервных углеводов	Средний вес корня в г	Средний процент сахара	Средний вес ботвы в г	Вес черешков в г
17/X 12 час. дня								
Янаш I	7.15	1.71	—	—	361	20.7	324	93
Янаш IV	5.54	1.66	—	—	372	20.4	280	72
Харьков I	5.11	1.85	—	—	371	19.5	250	65
Харьков IV	4.29	1.55	—	—	440	19.8	268	66
18/X 7 час. утра								
Янаш	5.10	1.84	— 1.15	+ 0.16	339	20.7	296	84
Харьков	4.81	2.01	— 0.11	+ 0.31	463	18.7	326	—

Таблица 9

Количества сухого вещества в листьях

Название сортов и марок	18—19/VII		18—19/IX		18/X	
	9 час.	15 час.	5 час.	16 час.	6 час.	12 час.
Харьков	14.7	16.0	13.0	18.8	16.0	17.5
Янаш	—	—	—	20.2	15.7	19.0
Ваганка (сахаристая)	16.4	18.1	13.5	19.8	15.7	19.0
Арним Кривенский	—	—	—	18.0	14.1	14.5

держат сухого вещества больше, чем урожайная. Увеличение содержания сухого вещества к полудню происходит как вследствие испарения воды, так и вследствие ассимиляции и синтеза углеводов. Однако другие, хотя и менее контрастные марки — Уладовка (урожайная) и Кальник (сахаристая), исследуемые как в начале вегетационного периода, так и в конце его, не обнаружили очень заметных различий в динамике сахара, как Харьков и Янаш. Также была значительно меньшая разница и в содержании сахарозы в корнях.

Существенные различия по темпу нарастания ассимиляционной поверхности у контрастных марок обнаружены Н. И. Орловским ([15]). Оказалось, что максимум развития ассимиляционной поверхности у урожайного сорта наступает раньше, чем у сахаристого; параллельно этому совершается и прирост корня. Но урожайная марка образует и теряет ассимиляционную поверхность раньше, и к осени относительно бо́льшая ассимиляционная поверхность наблюдается уже у сахаристой марки.

Рубин и Фениксова ([18, 19]) также определяли углеводы в разное время вегетации у контрастных марок; в их опытах в первом году разница в содержании сахаров в листьях наблюдалась, но в опытах других двух лет заметной разницы не было.

Авторы изучали также различия в количестве белка и других азотосодержащих веществ. Самое характерное в полученных результатах — это

более раннее обеднение листвы ультраурожайной марки продуктами гидролиза белков и обогащение ими ее корня.

Харьковская марка должна поэтому рассматриваться как физиологически более скороспелая. На единицу же сырой массы марка Янаш продуцирует сахара больше, поэтому она является физиологически более продуктивной. Таким образом по этим работам различие в ассимиляционном аппарате имеет вторичный характер, возникший вследствие различной природы растений в целом (разной скороспелости).

Проф. А. А. Табенцкий ([24]) обнаружил у листьев контрастных марок различия в количестве оксалата кальция, а С. Е. Копыл-Гомоляко ([7]) — в анатомическом строении корней (у сорта Уладовки больше диаметр «звездочки», диаметр клеток межкольцевой паренхимы и пр., чем у Кальника).

Исследования оттока сахаров у разных рас

В задание приводимых ниже опытов входило, кроме изложенного выше, еще и выяснение различий в оттоке сахаров у разных рас; попутно предполагалось несколько осветить вопрос, в виде каких сахаров происходит отток ассимилятов.

А. В опыте 3/X были взяты различные морфорасы с различными черешками — длинными и тонкими, короткими и толстыми, чтобы узнать, может ли отразиться разная нагрузка на единицу площади проводящих путей на задержке ассимилятов, или нет (табл. 10).

Поэтому, кроме содержания сахаров в единице сырого веса, для черешков (курсив) даются еще относительные цифры содержания сахаров в единицах длины.

У всех рас отношение сахарозы к восстанавливающим сахарам выше в нижних частях черешков, примыкающих к головке. Происходит увеличение сахарозы у основания черешков, повидимому, вследствие дальнейшего передвижения моносахаров в головку; процент сахарозы в листьях за ночь упал, процент сахарозы днем в верхней части черешков выше, чем утром; в нижней части черешков однородной картины нет. Оба эти факта надо толковать так, что ночью совершается гидролиз сахарозы и отток ее в виде редуцирующих сахаров. Раса с очень тонким черешком дала значительную задержку сахаров в листьях (при пониженном содержании сахаров в черешках). Количество сахаров на единицу длины в нижней части черешков к утру возрастает, а в верхней меняется мало.

Расы разнятся по динамике оттока: у расы М-53 (с длинным, тонким черешком) он, повидимому, слабее, и раса к утру в листьях содержит еще много сахара. Более интенсивный отток обнаружился у расы с коротким черешком. Однако обобщать этот факт преждевременно.

В следующем опыте, в котором материал был длительно (свыше месяца) затемнен (при холодной погоде), были получены такие результаты (табл. 11).

За длинный промежуток времени лист обеднел и сахарозой и моносахарами. Однако сахароза полностью из листьев не исчезла, и, в частности, у Барреса относительное содержание ее вдвое выше. В черешках (данные

Отток сахаров у различных рас

Таблица 10

Название рас	Листья			Черешки у листьев			Черешки у головки				
	Восстанавливающие сахара	Сахароза	Всего	Восстанавливающие сахара	Сахароза	Всего	Сахароза / Восстанавливающие сахара	Восстанавливающие сахара	Сахароза	Всего	Сахароза / Восстанавливающие сахара
3/X 3 часа дня											
М-53—длинные, тонкие черешки	—	—	—	0.43 *3.02*	0.17 *1.12*	0.60 *4.14*	*0.40*	1.23 *3.40*	0.68 *1.58*	1.91 *5.04*	0.55
М-40—с короткими средними черешками	2.77	1.16	3.93	—	—	—	—	1.51 *4.50*	0.57 *1.71*	2.09 *6.21*	0.38
М-57—с толстыми черешками	2.35	1.22	3.57	1.45 *3.82*	0.44 *1.03*	1.85 *4.85*	*0.31*	1.74 *3.37*	1.10 *2.12*	2.84 *5.49*	0.63
4/X 7 час. утра											
М-53—длинные, тонкие черешки	3.45	1.13	4.56	0.50 *2.75*	0.13 *0.98*	0.63 *3.73*	*0.27*	1.68 *3.77*	0.88 *1.97*	2.56 *5.74*	0.52
М-53—средние тонкие черешки	3.57	1.28	4.85	0.34 *2.78*	0.06 *0.53*	0.41 *3.83*	*0.18*	1.08 *3.59*	0.30 *1.97*	1.38 *4.57*	0.28
М-40—с короткими средними черешками	1.78	0.43	2.21	1.34 *5.35*	0.28 *1.54*	1.62 *6.89*	*0.24*	1.37 *3.50*	0.93 *2.46*	2.35 *5.96*	0.68
М-57—с толстыми черешками	2.51	0.92	3.43	1.09 *3.65*	0.25 *0.86*	1.34 *4.51*	*0.23*	— *5.52*	— *1.56*	— *7.08*	0.28

Таблица 11

Сахара у затемненных растений

Название сортов	Листья				Изменения			
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Резервные углеводы	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Резервные углеводы
26/XI контроль (растения на свету)								
Баррес	4.26	3.17	7.43	1.70	—	—	—	—
Харьков	4.17	3.51	7.68	0.91	—	—	—	—
Веселый Подол	4.46	2.53	6.99	1.41	—	—	—	—
26/XI (растения в темноте)								
Баррес	0.08	0.20	0.28	0.61	4.18	2.97	7.15	1.09
Харьков	0.60	0.18	0.78	0.84	3.57	3.43	6.90	0.03
Веселый Подол	0.28	0.17	0.45	0.51	4.18	2.36	6.54	0.90

не приводим) сахароза почти отсутствует, а восстанавливающий сахар находится еще в значительном количестве (до 1.5%).

В опыте, проведенном 16/X в холодный день, была дополнительно поставлена задача — выяснить, чем обусловливается задержка ассимилятов в листе: пониженной температурой или возрастом растений.

Таблица 12

Сахара у молодой и взрослой свеклы

Название	Листья			Изменения			Черешки		
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего
16/X 3 часа дня									
Харьков—взрослая свекла	4.12	0.69	4.81	—	—	—	3.67	1.16	4.83
Харьков—молодая свекла	4.19	0.93	5.12	—	—	—	5.32	0.68	5.96
17/X 7 час. утра									
Харьков—взрослая свекла	3.30	0.89	4.19	— 0.82	+ 0.20	— 0.62	3.85	1.41	5.26
Харьков—молодая свекла	3.50	1.08	4.53	— 0.69	+ 0.10	— 0.41	5.20	1.88	7.19

Примечание. Взрослая свекла обычного срока посева с весом корней в 464—565 г и содержанием сахара 18,3%, а молодая—июльского посева с весом корней в 120—240 г и содержанием сахара в 16.4%.

Уменьшение сахаров в течение ночи совершается исключительно за счет моносахаров. Сахароза даже немного увеличилась. Аналогичная картина наблюдается и в черешках. В листьях свеклы нормального (взрослых) и позднего (молодых) посева содержится примерно одинаковое количество сахаров. Повидимому, причиной этого здесь является температура. Исходя из того факта, что молодые корни по проценту сахара почти догнали взрос-

лых (разница в 2%), а по весу корня отстали от них почти в 3 раза, надо считать, что пониженная осенняя температура в первую очередь снижает ростовые процессы и расход на них сахаров: сахар преимущественно откладывается в корне в виде сахарозы. Выравнивание температуры листьев и корня к осени значительно уменьшает источник кинетической энергии для оттока — градиент осмотического давления. Понижение температуры меняет также вязкость коллоидов, что также приводит к снижению интенсивности оттока.

Так как разные авторы для разрешения вопросов оттока часто базируются на соотношении сахарозы к восстанавливающим сахарам, то нам придется несколько задержаться и на этом вопросе. Некоторое представление об этом мы получаем, рассматривая вариирование этого соотношения у различных экземпляров одного и того же сорта, в одно и то же время. У отдельных растений в один и тот же час дня вариирование отношения сахара к восстанавливающим сахарам достигает 100%.

Далее, иностранные авторы, в частности Тоттингам (Tottingam) ([38]), указывают, что отношение сахарозы к восстанавливающим сахарам зависит от температуры, а именно: с повышением температуры увеличивается количество сахарозы, и потому это отношение растет. Наши данные ничего определенного в этом отношении не показывают.

Таблица 13

Опыт в облачный и жаркий день

	Восстанавл. сахара	Сахароза	Сахароза в процент. к восстанавл. сах.	Изменение в проц. отношения сахарозы к восстанавл. сах.
27/IX 12 час. 35 мин. дня (облачно)				
Мангольд	1.50	0.16	10	—
Уладовка	0.83	0.50	60	—
Арним Кривенский . .	0.51	0.33	65	—
28/IX 12 час. 35 мин. дня (жарко)				
Мангольд	1.52	0.48	32	22
Уладовка	1.00	0.61	61	1
Арним Кривенский . .	0.40	0.46	115	50

При исследовании распределения сахаров в холодную погоду при низкой температуре наблюдалось отношение сахарозы к восстанавливающим сахарам, равное единице. В ранее приведенных опытах это отношение зависит от сорта свеклы и от ее возраста. Все это приводит к тому, что на разных стадиях роста и при разных условиях ассимиляции получаются самые разнообразные соотношения.

Изучение особенностей корня у различных сортов

Колен (Colin), не обнаруживший различий в листовом аппарате кормовой и сахарной свеклы, вначале пришел к заключению, что основные различия наблюдаются в количестве сосудисто-волокнистых колец, которое всегда

меньше у малосахаристой свеклы; в основе этого наблюдения лежал тот факт, что зоны пучков богаче сахарозой, чем зоны паренхимы. Позже Колен ([29]) отказался от этого заключения и теперь считает, что повышенное количество колец только благоприятствует усиленному сахаронакоплению. Произведенные мною исследования топографии сахаров кормовой свеклы (Эккендорф), сахарной (Уладовка) и салатной (Мангольд) по различным тканям в начале октября показали следующее (в процентах на сырой вес):

Таблица 14

Топография сахаров

Название тканей	Эккендорф		Уладовка		Мангольд	
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Восстанавл. сахара	Сахароза	Восстанавл. сахара	Сахароза
Звездочка	0.186	9.13	0.273	17.90	—	—
Паренхима от звездочки	0.260	4.85	0.305	14.80	—	—
1-е кольцо пучков . . .	0.199	7.85	0.198	19.50	—	—
1-е „ паренхимы .	0.314	3.90	0.265	—	—	—
2-е „ пучков . . .	0.154	9.40	0.164	17.65	0.129	5.83[1]
2-е „ паренхимы .	0.197	6.46	0.212	16.15	0.140	6.50
3-е „ пучков . . .	0.165	9.38	0.310	19.85	—	—
3-е „ паренхимы .	0.161	8.98	0.188	19.10	—	—
4-е „ пучков . . .	—	—	0.234	19.50	—	—
4-е „ паренхимы .	—	—	0.211	19.85	—	—

Следовательно, у кормовой свеклы действительно наблюдается значительная разница в содержании сахарозы между зонами пучков и паренхимы, и потому здесь и наблюдается связь между количеством колец и богатством корня сахарозой. У сахарной свеклы наблюдается несколько иная картина: во внутренней части корня (2—3-х кольцах) сахарозы больше в зоне пучков, чем паренхимы, а в средней и наружной части содержание сахарозы более или менее одинаково. Поэтому у сахарной свеклы связь между числом сосудисто-волокнистых колец и богатством корня сахарозой почти отсутствует. У Мангольда сахарозы больше в зоне паренхимы; конечно, никакой связи между количеством сосудисто-волокнистых колец и богатством корня сахарозой тут ожидать не приходится.

Чтобы рельефно видеть роль листьев и корня в накоплении того или иного процента сахара в корне, были сделаны прививки листьев кормовой свеклы на сахарный корень, и наоборот. Прививки были сделаны в раннем возрасте (2—4 пары листьев), таким образом, что у одних растений местом срастания была самая верхняя часть, и весь вегетационный период корень существовал с листвой чужого сорта, у других же растений место срастания было посредине, и корень состоял из двух компонентов. Анализ прививок приведен в табл. 15.

Каждая часть корня сохраняет физиологические особенности того сорта, к которому она принадлежит; корни кормового сорта с листьями сахарного сорта накапливают процент сахара, свойственный кормовому сорту, и наоборот. (В приводимых примерах нельзя ожидать точного совпадения процента сахара у прививок и целых растений. Здесь приходится считаться

[1] У Мангольда исследовались 1, 2 и 3-е кольца пучков вместе.

Таблица 15

Анализ прививок

Род прививки	Анализ корней		
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Всего
Привой — сахарная	0.1	12.4	12.5
Подвой — столовая	0.1	8.4	8.5
Столовая (контроль)	0.25	8.25	8.50
Столовая	0.1	5.6	5.7
Сахарная	0.1	11.9	12.0
Столовая	0.1	5.1	5.2
Сахарная	0.1	8.9	9.0
Столовая	—	—	10.9
Сахарная	—	—	17.5
Сахарная	0.1	10.2	10.3
Эккендорф	1.1	4.8	6.0
Эккендорф	0.8	3.7	4.5
Эккендорф	0.4	3.4	3.8
Сахарная	0.1	8.9	9.0
Мангольд	0.3	7.5	7.8
Сахарная	0.4	16.6	17.0
Сахарная	0.1	11.7	11,0
Мангольд	0.2	5.8	6.8

с вариированием процента сахара вообще, с последействием ранения при прививках и с тем, что в анализы при отдельных компонентах попадали несколько различные части корня, которые и в нормальном бураке отличаются по проценту сахара. Также несомненно, что здесь должно обнаружиться влияние подвоя на привой, и обратно, в смысле фенотипического изменения среды для любого компонента. Важно же основное направление процесса, характерное для природы каждого компонента.) Ранее исследованные нами прививки П. Е. Ярошевского и В. М. Весны дали примерно такую же картину ([26], [11]). Факт этот, в сущности, не нов. Кренке ([3]) приводит еще более разительные примеры компонентов прививок, отдаленных по своим физиологическим особенностям и сохранивших свой физиологический характер. Повышенное количество восстанавливающих сахаров в компоненте прививки Эккендорфа также характерно для этого сорта.

Эти результаты приводят нас к заключению, что накопление сахаров в корне представляет не простой процесс откладывания уже готовой сахарозы, а идет в результате физиологических процессов в корне в соответствии с его физиологической организацией. Следовательно, это не пассивный процесс, а активный, связанный со спецификой тех или иных тканей и клеток корня. Косвенно это подтверждается еще рядом моментов. Так, некоторую ясность здесь вносит распределение сахаров в корне свеклы. Акад. Е. Ф. Вотчал уточнил старые представления Decaisne и Peligot'a, де-Фриза (de Vries) и др. Оперируя гистохимическим методом ([1]), он обнаружил крайне неравномерное распределение сахаров. Некоторые клетки сплошь заполнены озазонами, другие же, рядом лежащие, содержат их очень мало

или совсем не содержат. Больше всего сахаров содержат мелкие паренхиматические клетки, которые выстилают наружную поверхность сосудов. Их полости полностью заполнены озазонами, в полостях же самих сосудов озазоны отсутствуют. Много сахаров и в вытянутых крупных паренхиматических клетках так называемого сахарного чехла сосудистых пучков. Озазоны здесь хотя и не заполняют всей полости клеток, но занимают в богатой сахаром свекле большую часть клетки. В основной паренхиме озазонов значительно меньше. Во флоэме сахар находится в значительном количестве в паренхиме и ситовидных трубках. В последних наблюдается скопление озазонов, лежащих прерывисто по длине трубки. Первые отложения сахара в молодых, самых периферических частях корня наблюдаются в вытянутых узких клетках тяжей «вторичного прокамбия». Вотчал пришел к следующему заключению. Не все местонахождения сахара одинаковы. «Колоссальные скопления сахара в паренхиматических обкладках сосудов имеют явно какое-то отношение к функции последних»; то же наблюдается в картофеле и других растениях. «Стабильность отложения сахара в клетках паренхиматических обкладок сосудов в черешках затененных листьев, в то время как основная паренхима тех же черешков теряет свой сахар, ясно указывает на различное поведение сахара в этих двух категориях клеток с физиологической точки зрения». Поэтому сахар в основной паренхиме Вотчал называет «запасным», а в паренхиме сосудистых пучков «функциональным».

Если сделать поправку на недостатки применявшегося в работе Е. Ф. Вотчала метода Графе и Зенфта, то можно притти к заключению, что во всех тканях, где прежде всего появляются озазоны, образование их в первое время идет за счет присутствующих там сахаров иного типа, чем сахароза (редуцирующих сахаров в свободном или связанном виде или других форм). Это следует и из того факта, что в межкольцевой паренхиме сахарозы почти столько же, сколько и в зонах пучков (с большим количеством озазонов), или на 5—10% меньше, а озазоны там редки. Руланд (Ruland) ([33]) обнаружил довольно заметную активность инвертазы именно в поверхностных клетках сосудов.

Все эти данные говорят о том, что в зоне сосудисто-волокнистых колец идут процессы трансформации сахаров. Сам Вотчал, называющий присутствующий в пучках сахар «функциональным», по сути очень близко подходит к развиваемым здесь представлениям о роли корня в процессе поднятия процента сахара.

При скрещивании соответствующих форм свеклы и последующем расщеплении в потомстве можно уловить параллелизм между особенностями аппарата сахаронакопления и теми или иными признаками. Изучение гибридов F_2 между сахарной и полусахарной свеклой и Мангольдом и полусахарной, предоставленных нам отделом генетики ВНИС (В. Ф. Савицким), дало следующие результаты (табл. 16).

Анализ различных частей одного растения показывает, что изменения в различных частях однородны и что для характеристики их можно пользоваться одной внутренней зоной. Анализ группы корней, полученных в результате скрещивания сахарная × полусахарную, показывает широкое вариро-

Таблица 16

Анализ F_2

№ корней	Внутренняя часть корня				Средняя часть корня				Периферия корня		Периферия головки	
	Пучки		Паренхима		Пучки		Паренхима					
	Сахароза	Восст. сахара	Сахароза	Восст. сахара	Сахароза	Восст. сахара	Сахароза	Восст. сахара	Сахароза	Восст. сахара	Сахароза	Восст. сахара
	Сахарная × полусахарную											
1	10.5	0.58	6.50	0.86	10.1	0.78	7.70	0.92	6.50	0.86	7.53	0.70
2	14.7	0.60	12.6	1.09	14.7	0.74	13.7	1.37	14.3	1.02	11.9	0.39
3	8.80	1.50	5.85	1.94	8.30	1.50	5.95	2.43	7.70	1.37	—	—
4	13.3	1.24	7.3	2.73	13.3	1.03	9.5	2.45	12.9	0.87	—	—
5	6.0	2.11	5.85	2.65	—	—	—	—	5.9	2.76	—	—
6	11,7	0.60	10.6	0.78	—	—	—	—	10.5	0.78	—	—
7	7.4	0.64	4.3	2.57	—	—	—	—	—	—	—	—
8	11.3	0.74	10.8	2.62	—	—	—	—	—	—	—	—
	Мангольд × полусахарную											
9	8.47	0.83	8.37	1.18	—	—	—	—	7.94	0.96	—	—
10	10.95	0.15	13.04	0.16	—	—	—	—	12.35	0.25	—	—

Примечание. Анализ материала производился в течение февраля. Для характеристики внутренней части бралось, кроме звездочки, 3 кольца пучков и паренхимы, для средней части 2 кольца пучков и паренхимы. Остальная часть характеризуется как периферия. Вследствие такого способа подбора материала при входящий признак, число колец сосудисто-волокнистых пучков, не влиял на сахаристость.

вание по проценту сахарозы (материал по этому признаку подбирался заранее) и по проценту восстанавливающих сахаров. Последний признак варьирует совершенно свободно от первого. Это — типичный признак кормовой и полусахарной свеклы. Сахарный родитель в это время анализа дает только следы восстанавливающих сахаров. Как правило, при значительном количестве восстанавливающих сахаров корня, их больше в паренхиме, чем в пучках.

Анализ F_2, полученного в результате скрещивания Мангольд × полусахарную, дает иную картину. Гибриды разнятся как по общему количеству сахарозы, так и по ее распределению в пучках и паренхиме (в соответствии с разными свойствами родителей). Также наблюдаются резкие различия в количестве восстанавливающих сахаров.

Анализ других признаков дал следующее (табл. 17).

Для каждой комбинации скрещивания получены различные данные. Для комбинации сахарная × полусахарную представляют интерес следующие параллели: а) активность каталазы выше у более сахаристых гибридов (надо делать сравнение четных номеров с нечетными: 1 с 2 и т. д.); б) активность окислительных процессов тоже имеет тенденцию к повышению у более сахаристых гибридов; в) мягкая ткань у большинства гибридов сопровождается высоким процентом восстанавливающих сахаров. Это отрицательный признак с утилитарной точки зрения. Единственный корень 6-й оказался с твердой тканью и малым количеством восстанавливающих сахаров. Попытка связать эти факты с количеством растворимого пектина дала отрицательный

Таблица 17

№ корней	Каталаза	Инвертаза	Окислительные ферменты	Пектин	Характер ткани	Анатомические показатели: Высота кольца ксилемы	Высота кольца флоэмы	К/Ф	Число пучков в поле зрения	Число колец с. в. пучков
Сахарная × полусахарную										
1	1.3	1.2/3.0	Белая	—	Мягкая	66.5	14.0	4.65	3	11
2	4.6	1.6/2.2	Покраснела	—	„	50.8	20.0	2.50	5	12
3	—	—		—	„	42.7	16.7	4.50	3	9
4	—	—		—	„	47.0	17.0	2.76	4	8
5	6.0	—		0.44	„	75.0	14.0	5.35	2	6
6	10.3	—		0.59	Твердая	45.2	17.8	2.50	4	10
7	—	—	Паренхима без изменения	—	Мягкая	—	—	—	—	—
8	—	—	Паренхима потемнела	—	„	—	—	—	—	—
Мангольд × полусахарную										
9	8.0	—		—	Твердая	37.0	11.5	3.21	7	12
10	8.5	—	Окраска изменилась больше, чем в 9-м	—	„	55.0	16.7	3.28	9	11

Примечания. 1. Определение каталазы и инвертазы описано ниже. Для инвертазы даны два показателя: в числителе активность ее при pH, равном 4.7, а в знаменателе при pH, равном 7.0.

2. Активность окислительных ферментов определялась качественно по интенсивности изменения окраски мязги, которая слагается из активности протеолитических ферментов, дающих субстрат тирозии, и активности тирозиназы.

3. Пектин определялся по Са-пектатному способу.

4. Характер ткани определялся по ее сопротивлению режущему инструменту.

5. Анатомические элементы измерялись анатомической лабораторией (Т. А. Филатова). Приводятся только данные для высоты колец ксилемы и флоэмы 1-го кольца пучков, их отношения (К/Ф), число пучков в поле зрения — среднее для 1-го и 2-го кольца — и число колец сосудисто-волокнистых пучков.

результат. Растворимого пектина в обоих корнях (5-м и 6-м) в заметном количестве не обнаружено. Общее содержание пектина несколько больше у твердого бурака. г) Из анатомических элементов оказалось интересным отношение высоты кольца ксилемы к высоте кольца флоэмы. У более сахаристых гибридов это отношение значительно ниже, т. е. они обладают лучше развитой флоэмой. Еще большие параллели намечаются между количеством пучков в поле зрения и сахаристостью. Наоборот, число сосудисто-волокнистых пучков ни в каком отношении к сахаристости не стоит.

Для комбинации Мангольд × полусахарную уже намечается другая картина. Активность каталазы здесь одинакова. Твердость ткани одинакова, а количество восстанавливающих сахаров резко различно. Отношение К/Ф

тоже одинаково у разных гибридов, только число пучков, как и в предыдущей комбинации, у более сахаристого гибрида больше.

Таким образом в обоих случаях большая сахаристость гибридов сопровождалась лучшим развитием элементов сосудисто-волокнистой системы, что также служит доказательством ее активной роли в процессе сахаронакопления.

Обсуждение полученных данных и заключение

Полученные результаты дают возможность представить взаимоотношение листьев и корня в процессе сахаронакопления. На ранних фазах роста листья за ночь почти опоражниваются от ассимилятов. Прирост сахаров в дневные часы можно условно (не считая оттока за это время) приравнять к количеству образованных сахаров за счет ассимиляции углекислоты. Если разные сорта и расы в эти фазы роста различаются по интенсивности ассимиляционной работы, то это и найдет свое отражение в динамике сахаров. Дальше к середине вегетации картина несколько изменяется. Корень, усваивающий сахара, добытые листьями, не успевает использовать весь материал. В листьях остается значительное количество сахаров. Это может влиять снижающим образом на интенсивность ассимиляции. Чем ближе к концу вегетации, тем это явление становится все отчетливее. Таким образом, на этих фазах роста количество сахаров в листьях зависит не только от процесса фотосинтеза (который сам зависит от целого ряда факторов), но и от задержки ассимилятов в листе и, следовательно, в некоторой мере от разрыва между работой корня и листьев. Последнее обстоятельство действует сглаживающим образом на количество сахаров в листьях различных сортов и рас. Вот почему во вторую половину вегетации специфичность листового аппарата или совсем не выявляется, или выявляется в очень слабой степени. В частности, у контрастных марок свеклы различия в ассимиляционном аппарате определялись и прямыми исследованиями интенсивности фотосинтеза (Вотчал и Кекух) [1]. Оказалось, что в течение дня лист урожайной марки «Харьков» разложил углекислоты больше, чем лист сахаристой марки «Кальник». Это различие объясняется характером хода процесса фотосинтеза: у листа Кальника чаще наблюдались перебои в фотосинтезе и его депрессия. Также наблюдаются различия в фотосинтезе листьев рас с различным количеством хлорофилла (Оканенко, Толмачев, Кекух) ([12]). Исследование водного баланса у светлых и темных рас обнаружило различное содержание у них сухого вещества ([4]) и, следовательно, количества сахаров. Листья урожайных и сахаристых рас отличаются по содержанию оксалата Са и, повидимому, по энергии дыхания. Листья некоторых сортов отличаются и различным соотношением отдельных сахаров.

В общем взаимоотношения листового и корневого аппарата у различных сортов и рас можно представить таким образом. Листья различных сортов в процессе фотосинтеза добывают сахара в различном количестве. Дальнейшее усвоение этого сахара в значительной степени обусловливается физиологической организацией корня, разной у различных сортов. В корне идет

[1] Из неопубликованных данных Вотчала и Кекуха.

не пассивный процесс сахароотложения (поднятие процента сахара), а происходят активные биохимические процессы, связанные со спецификой тех или иных тканей и клеток. Как бы много сахаров ни было в листьях, в корне существуют потенциальные возможности для отложения только того количества, которое соответствует его физиологическим особенностям. Усвоение сахара идет по двум направлениям: увеличение объема корня и поднятие процента сахара в нем. Оба эти процесса являются специфическими свойствами корня (разные у различных сортов), в своей потенциальной возможности обусловленными физиологической организацией. Специфика листового аппарата резко отражается на корнях в том случае, если накопление сахаров в корне еще не достигло его потенциальных возможностей. Задача агротехников и растениеводов и заключается как в умении использовать эти потенциальные возможности до конца путем агротехнических приемов, так и в расширении их путем соответствующей селекции.

П. Е. Ярошевский ([26]) в результате своих опытов с удлиненным периодом вегетации и прививками пришел к выводу, что сахаристость корня обусловливается факторами, заложенными в самой ткани корнеплода.

В связи с активной ролью корня в сахаронакоплении приобретает особое значение вопрос о форме сахара, в которой происходит отток ассимилятов в корень. Наши экспериментальные данные показали, что соотношение сахарозы и восстанавливающих сахаров в листе очень подвижно и зависит от многих обстоятельств (возраст растения, функциональное значение органа, активность инвертазы, сорта, погоды и т. д.), а потому не может быть использовано как обоснование для решения этого вопроса. Уменьшение сахарозы в листьях в течение ночи также не является еще доказательством ее оттока, ибо в наших опытах поздней осенью наблюдалось даже увеличение сахарозы в листьях к утру. По мере приближения к головке количество сахарозы возрастает. Это видно как из наших опытов, так и из опытов Вито и Париси (de Vito и Parisi) ([32]). У целого ряда других исследователей [Ритель ([16]), Стракош (Stracosch) ([35]), Руланд ([33])] наблюдалась обратная картина — при приближении к головке количество сахарозы уменьшалось. Однако этих фактов изменения количества сахарозы в головке еще мало для окончательного решения вопроса. Так, одни авторы увеличение сахарозы толкуют как факт ее преимущественного передвижения, другие — как задержку ее у головки и уход моносахаров в корень. Поэтому в этом отношении нет еще согласованного мнения. Из большого количества авторов остановимся здесь только на тех, заключения которых основаны на прямом эксперименте и имеют непосредственное отношение к затронутому вопросу. Штроммер и Брим ([25]), обнаружившие в стеблях цветухи только сахарозу, пришли к заключению, что передвижение сахаров идет в виде сахарозы, хотя при дальнейших опытах в цветухе они обнаружили и восстанавливающие сахара. Руланд, исходя из факта более легкой проницаемости инверта, чем сахарозы, и постепенного уменьшения количества фруктозы по мере приближения к головке, приходит к выводу, что переход сахаров в корень происходит в форме фруктозы, где после ее частичной изомеризации в глюкозу и происходит синтез сахарозы. Надо

сказать, что единственный устойчивый результат во всех опытах заключается в факте постепенного уменьшения фруктозы по мере приближения к головке [Колен ([28]), Шпенглер и Вайденгаген (Spengler u. Weidenhagen) ([34]), Париси и Вито ([32]), Рубин и Фениксова ([18])]. Факты эти хорошо согласуются с возможностью перехода устойчивой формы фруктозы в гамма-форму и расходом последней на синтез тростникового сахара, хотя имеются и другие возможности для объяснения ее уменьшения (быстрый ее переход в мобильную форму и быстрая окисляемость по сравнению с другими сахарами [Вюрмзер ([2])]. Курсанов и Казакова ([9]) показали, что введение восстанавливающих сахаров в черешок и корень резко снижает ассимиляцию, в то время как введение сахарозы заметно на ассимиляции не отражается; это дало повод авторам полагать, что отток идет в виде моносахаров. Опарин и Курсанов показали возможность перехода восстанавливающих сахаров в сахарозу в черешке ([14]), а Рубин ([17]) и Коваленко ([6]) — возможность перехода восстанавливающих сахаров в сахарозу в корне свеклы. Все эти факты говорят в пользу передвижения сахаров в корень в виде восстанавливающих сахаров; это согласуется и с идеей активной роли корня в процессе сахаронакопления.

Обособленно стоит вопрос о резервных углеводах. Количество их в листьях растет до самого конца вегетации, особенно при наступлении холодного периода. Загадочна динамика резервных углеводов: летом уменьшение, а при похолодании увеличение к утру. Остается допустить переход части сахаров в резервные углеводы в связи с затрудненным оттоком в это время. В ноябре в листьях урожайной свеклы наблюдалось резервных углеводов почти столько же, сколько и сахарозы (2.25% против 2.24%). Недавно Коленом было обнаружено также значительное повышение в содержании крахмала у листьев при конце вегетационного периода ([30]). Иной характер динамики резервных углеводов в корне. Здесь их количество, начиная с раннего возраста, остается все время более или менее постоянным (около 1.0—1.5%).

II. НАСЛЕДОВАНИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У *BETA VULGARIS* L.

Целью работы является выяснение характера наследования биохимических комплексов, обусловливающих интенсивность важнейших процессов (накопление того или иного процента сахара, процент белка и т. п.). Попутно можно ожидать и выяснения характера наследования накопления тех веществ, которые определяют качество свекловичного сырья.

Все это может дать широкие возможности селекционерам при выборе исходных материалов для создания новых синтетических форм. Изучению в наших опытах подвергались как исходные формы, так и F_1 и F_3.

Изучение сахарной и кормовой свеклы и их гибрида F_1 на различных фонах

Изучение скрещивания сахарной и кормовой свеклы ведется уже давно. Однако результаты получились самые разнообразные. Так, Брим (Briem) (1906), Каянус (Kajanus) (1911—1913) получили гибрид F_1 по проценту

сахара кормового типа, Андрлик, Бартос и Урбан (Andrlik, Bartos und Urban) (1905—1906) получили гибриды с широко варирующей сахаристостью в F_1, Вильморен (Vilmorin) (1923) получил сахаристость, среднюю между обоими родителями, Колен и Бужи (Colin, Bougy) (1933) — сахаристость, приближающуюся к средней арифметической обоих родителей (хотя и несколько повышенную), Бужи (Bougy) (1933) — сахаристость, приближающуюся к сахарной свекле, Стеглик (Stehlik) (1933) — сахаристость, приближающуюся к средней арифметической, а вес корня к кормовой.

Отдел генетики ВНИС (В. Ф. Савицкий), полагая, что разнообразие результатов кроется в разной отзывчивости гибрида и родителей на различные внешние условия, поставил исследование на двух фонах: нормально удобренном и интенсивно удобренном, и получил следующий результат:

Таблица 18

Удобрение	Сахарная свекла		Эккендорф					
	Вес корня	Отзывчивость, в проц.	Вес корня	Отзывчивость, в проц.	Увеличение по отношению к Уладовке	Вес корня	Отзывчивость, в проц.	Увеличение по отношению к Уладовке
NPK + навоз	171	100	257	100	150	278	100	162
Удвоенное удобрение	259	151	634	247	245	520	199	208

Из цифр видно, что, в то время как по нормальному фону гибрид F_1 оказался более урожайным, чем его родители, по интенсивному фону он, будучи более отзывчивым, чем сахарная свекла, все же оказался менее отзывчивым, чем кормовая свекла. В отношении сахаристости, как увидим ниже, наблюдалась противоположная картина.

Прежние подходы в аналогичных работах, когда производились анализы целого корня, для нашей цели не годятся. Мы изучали распределение сахаров в отдельных тканях, имеющих разные физиологические функции. Исходя из топографии сахаров корня, материал анализирован таким образом, что сахара определялись отдельно: 1) в звездочке и трех слоях пучков, 2) в соответствующей паренхиме, 3) в двух средних пучках у сахарной свеклы и одном среднем пучке гибридов, 4) в соответствующей паренхиме, 5) в периферической паренхиме, 6) в периферическом слое, составленном из весьма узких колец сосудисто-волокнистых пучков и паренхимы, трудно поддающихся разделению на паренхиму и пучки. Головка анализировалась целиком и разделенная на наружную часть (слой в 0.5 см толщины) и внутреннюю; в последнем случае сердцевинная паренхима вырезывалась и анализировалась отдельно.

Углеводы

В нижеследующей табл. 19 приводится распределение сахаров и углеводов в конце декабря и начале января, в процентах на сырой вес.

Рассмотрим полученные данные по различным тканям. Восстанавливающие сахара, на которые надо смотреть преимущественно, как на продукты

Таблица 19

Интенсивный фон

	Эккендорф			Сахарная			F_1		
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Резервные углеводы	Восстанавл. сахара	Сахароза	Резервные углеводы	Восстанавл. сахара	Сахароза	Резервные углеводы
Корень (весь)	1.021	3.68	0.305	0.132	14.08	1.496	0.283	11.00	1.25
Головка (вся)	1.19	4.00	0.319	0.104	11.55	1.672	0.217	10.20	1.28
Внутренняя паренхима .	1.16	2.62	0.231	0.123	14.40	1.217	0.640	6.95	0.79
Внутренние пучки . . .	0.93	5.13	0.302	0.111	16.50	16.72	0.217	11.57	0.82
Средняя паренхима .	—	—	—	0.123	16.25	1.29	0.870	8.08	0.97
Средние пучки	—	—	—	0.106	15.70	1.73	0.323	11.85	1.06
Паренхима периферии .	1.76	2.68	0.360	0.103	16.80	14.81	0.870	10.42	0.92
Периферическая часть корня	1.18	4.00	0.450	0.129	14.15	1.599	0.597	10.79	1.29
Головка (наружн. часть)	1.13	3.10	0.380	0.176	12.53	1.804	0.252	10 85	1.50
Головка (внутр. часть) .	1.23	3.00	0.300	0.144	13.35	1.335	0.240	9.95	—

инверсии сахарозы, у Эккендорфа находятся в значительном количестве во всех тканях и примерно составляют ⅓—¼ всего количества растворимых сахаров. Несколько больше их в паренхиме и меньше в пучках. Дальнейшие зоны отдельно исследовать трудно.

У сахарной свеклы, наоборот, восстанавливающие сахара представлены незначительным количеством у всех тканей: количество их от общего количества растворимых сахаров составляет примерно $^1/_{100}$. Их также несколько больше в паренхиме, чем в пучках.

В гибриде F_1, который по габитусу представляет промежуточную форму, а по проценту сахара в корне несколько превышает арифметическое среднее родителей, мы наблюдаем интересную картину. Количество моносахаров в тканях головки и тканях пучков не является средним арифметическим родителей, а меньше на 500% по сравнению с Эккендорфом и больше на 100% (примерно) по сравнению с сахарной. Таким образом как будто здесь доминирует сахарная форма. Однако, если мы обратимся к рассмотрению внутренней и средней паренхимы, то заметим другую картину: количество моносахаров здесь относительно большее — оно примерно составляет 50% от количества моносахаров Эккендорфа и, таким образом, является средним арифметическим обоих родителей.

Так как сухого вещества в Эккендорфе вдвое меньше, чем в сахарной свекле, то при пересчете приведенных данных на сухой вес разница получается еще больше.

Сахарозы у Эккендорфа вообще значительно меньше, чем у сахарной свеклы; особенно мало ее в зонах паренхимы; зоны пучков имеют ее значительно больше, примерно на 100%. У сахарной свеклы сахарозы во внутренних кольцах паренхимы также меньше, чем в соседних пучках, но на сравнительно небольшую величину (около 10%), в средних слоях паренхимы и дальше к периферии сахарозы уже несколько больше, чем в пучках.

Гибрид F_1 повторяет ту же картину в распределении сахарозы, что и восстанавливающие сахара, но в обратном отношении, т. е. во внутренней

и средней паренхиме сахарозы содержится примерно арифметическое среднее от родителей (и даже ниже), а в пучках больше.

Иное получается при перечислении на сухое вещество. Так как во внутренней паренхиме гибрида наблюдается значительно меньше сухого вещества, чем у сахарной свеклы и собственно в пучках, то, перечисляя на сухое вещество, получаем высокое содержание сахарозы. Однако в средних слоях паренхимы мы уже и в этом случае не получаем такого высокого количества сахарозы. В зонах пучков часто наблюдается количество сахарозы, являющейся средним арифметическим от обоих родителей.

Резервные углеводы у Эккендорфа находятся в незначительном количестве. Их больше в зонах пучков, чем в зонах паренхимы. У сахарной свеклы их в 5 раз больше при исчислении на сырой вес; в зонах пучков также их больше, чем в зонах паренхимы. У F_1 количество их приближается к количеству резервных углеводов сахарной свеклы и намного больше, чем в соответствующих тканях Эккендорфа. При исчислении на сухое вещество картина меняется. У сахарной свеклы в этом случае резервных углеводов больше в 2—2½ раза, чем у Эккендорфа. Гибрид имеет промежуточное количество, в большинстве тканей приближаясь к среднему у родителей, а в некоторых к сахарному родителю.

Таблица 20

Обычный экстенсивный фон

	Эккендорф			Сахарная			F_1		
	Восстанавл. сахара	Сахароза	Резервные углеводы	Восстанавл. сахара	Сахароза	Резервные углеводы	Восстанавл. сахара	Сахароза	Резервные углеводы
Корень (весь)	0.849	6.35	0.86	0.164	17.05	—	0.625	9.0	1.07
Головка (вся)	0.651	7.88	1.13	—	—	—	0.513	6.2	0.95
Головка (внутренняя часть)	0.716	6.30	0.88	0.134	14.4	1.67	0.795	5.95	1.06
Головка (периферическая часть)	0.574	7.93	0.92	0.146	11.9	1.87	0.575	6.10	1.19
Паренхима внутренняя .	1.270	4.08	0.75	0.240	16.1	1.33	0.743	8.13	0.82
Пучки внутренние . . .	0.933	8.05	0.88	0.187	18.6	1.41	0.410	10.30	0.99
Паренхима средняя . .	—	—	—	0.274	16.5	1.28	0.820	8.50	0.82
Пучки средние	—	—	—	0.152	18.85	1.51	0.555	11.0	1.16
Паренхима периферическая	1.650	4.94	0.75	0.205	18.3	1.07	0.655	7.65	0.86
Периферическая часть корня	0.951	7.55	0.98	0.134	16.4	1.52	0.492	7.47	1.18

Восстанавливающие сахара у Эккендорфа в тканях корня находятся в том же количестве, что и у свеклы на интенсивном фоне. Можно сказать, что восстанавливающие сахара являются самым стойким признаком, наименее варьирующим в зависимости от условий питания свеклы. Только головка отличается меньшим их содержанием.

У сахарной свеклы восстанавливающие сахара также изменились мало в зависимости от условий питания. Не то наблюдается у гибрида. Здесь возросло количество восстанавливающих сахаров в головке; по этому признаку

головка приближается к кормовой свекле, в то время как в предыдущем случае она приближалась к сахарной.

В связи с этим возросло и содержание восстанавливающих сахаров в зонах сосудисто-волокнистых пучков — там их примерно вдвое больше, чем у свеклы с интенсивного фона. Количество же их во внутренней и средней паренхиме такое же, как и у свеклы с интенсивного фона. Таким образом менее вариирующим признаком оказалось содержание восстанавливающих сахаров в паренхиме. Все же содержание восстанавливающих сахаров в паренхиме местами снизилось (в особенности при перечислении на сухое вещество).

Сахароза заметно изменилась в количестве у всех форм. У Эккендорфа ее стало почти вдвое больше, хотя соотношения в количествах ее между отдельными тканями — пучками и паренхимой, осталось то же. Меньше возросло количество сахарозы в сахарной свекле и у гибрида. Головка последнего по содержанию сахарозы приближается к кормовому родителю. По отдельным тканям содержание сахарозы примерно такое же, как и у F_1 интенсивного фона.

Интересную картину обнаруживают резервные углеводы. Количество их у свеклы Эккендорфа экстенсивного фона возрастает в 2—3 раза. Таким образом они представляют весьма чувствительный реактив на фон. У Эккендорфа на интенсивном фоне эти стройматериалы оказались в большей степени использованными. У свеклы сахарной и F_1 большой разницы в содержании резервных углеводов по разным фонам не наблюдается.

Каталаза

Техника определения. 2 г мязги смешивалось с 20 мл воды и оставлялось на 20 мин. После этого срока добавлялось 10 мл 1% H_2O_2 и измерялся выделенный кислород в течение 20 мин.

Реакция шла при температуре 20—21°.

Таблица 21

Части растений	Фон интенсивный			Фон экстенсивный	
	Эккендорф	Сахарная	F_1	Эккендорф	F_1
Сердцевина головки . .	—	—	—	1.0	-
Периферия „ . .	8.5	26.3	14.0	11.5	15.0
Корень в целом	3.3	16.7	6.0	7.0	7.0
Внутренняя паренхима корня	2.0	7.2	3.0	3.1	3.8
Внутренние пучки . . .	4.0	13.9	5.2	3.5	—
Периферийная паренхима	3.0	17.4	5.5		—
Периферийная часть . .	7.0	20.0	11.8	8.0	15.5

Исследованные ткани Эккендорфа отличаются пониженной активностью каталазы по сравнению с сахарной свеклой. Гибрид по активности каталазы очень приближается к Эккендорфу, в особенности, если сделать еще поправ-

ку на различие в сухих веществах, которых у Эккендорфа значительно меньше (в некоторых тканях вдвое), чем у гибрида. В общем по каталазе у F_1 «доминирует» тип Эккендорфа. Что же касается активности каталазы по отдельным тканям, то только у периферической части гибрида она несколько повышена и приближается к среднему арифметическому родителей, в остальных же тканях она приближается к Эккендорфу. Изменение интенсивности фона мало отразилось на активности фермента.

Инвертаза

Исследованиями Колена, Леба и целого ряда других авторов инвертаза в корне свеклы не была обнаружена совсем. Это дало основание Колену считать, что синтез тростникового сахара в корне идет без участия этого фермента. Исследованиями других авторов (Руланда, а в последнее время Опарина и Дьячкова, Рубина и Фениксовой) инвертаза обнаружена в периферических зонах головки и корня, но в весьма незначительном количестве. Опарин в самое последнее время развивает ту точку зрения, что инвертаза в корне сахарной свеклы адсорбирована на клеточных структурах и в обычных условиях и выявляется только в случае разрушения этих структур (например, при подмораживании).

Мы при изучении методики определения этого фермента исходили из двух предпосылок:

а) инвертаза состоит из двух компонентов: β — h — фруктозидазы и α — глюкозидазы (согласно представлениям Вейденгагена), и

б) она адсорбирована на клеточных поверхностях, и, следовательно, этот фермент для определения его гидролитического действия предварительно нужно как-то переводить в раствор.

Первая предпосылка повела к определению активности действия фермента при двух pH : 4.7 (оптимум для действия фруктозидазы) и 7.0 (оптимум для действия глюкозидазы), а вторая — к предварительному настаиванию объектов с макильвеновским буфером.

Опыты действительно показали, что при предварительном настаивании с макильвеновским буфером активность инвертазы повышается. Также повышается активность инвертазы с увеличением значения pH, различного по разным тканям. Поэтому для определения активности фермента была принята такая методика: 3 г мязги + 3 мл толуола + буфер с pH = 8 оставлялось стоять в течение 1½ часов, затем pH раствора доводилось до pH = = 4.7 или 7.0, смесь доводилась водой или раствором сахарозы до объема в 50 мл и помещалась в термостат при 33° на 18 час.

Определение фермента инвертазы представило в данном случае некоторые затруднения, так как кормовая и сахарная свеклы резко различаются по количеству субстрата — сахара. Для того, чтобы выравнять это различие в содержании сахара, к экстрактам гибрида прибавляли 1 мл насыщенного раствора сахарозы. Однако полученные данные можно сравнивать только в пределах отдельных тканей (табл. 10).

Для того, чтобы выравнять различия в субстрате в последующих определениях, к навескам мязги добавлялся насыщенный раствор сахарозы (табл. 11).

Таблица 22

В мг глюкозы на 1 г сырой мязги

Название тканей	Сахарная свекла		F_1		Примечание
	pH = 4.7	pH = 7.0	pH = 4.7	pH = 7.0	
Периферия головки	7.33	9.4	4.88	6.6	Фон
Центральная паренхима	0.9	6.35	1.71	7.1	интен-
Центральные пучки	1.34	5.25	1.59	5.85	сивный
Периферическая часть	3.27	5.37	7.70	9.05	

Таблица 23

В мг глюкозы на 1 г сырого веса

Название тканей	Эккендорф		F_1		Примечание
	pH = 4.7	pH = 7.0	pH = 4.7	pH = 7.0	
Периферия головки	0	—	2.38	7.15	Фон
„ корня	2.1	—	3.95	6.70	экстен-
Внутренняя паренхима	—	—	2.1	6.05	сивный

В общем можно только сказать, что по активности фермента гибрид приближается к сахарному типу.

Изучение свеклы Мангольд и Dewing и их гибрида F_1

Изучению подвергались зеленый Мангольд, красная столовая свекла Dewing и их гибрид F_1. По ряду признаков родители и гибрид характеризуются следующими показателями:

Таблица 24

	Вес корня	Процент сахара по поляриметру	Число колец пучков
Мангольд	115	6—7	6—7
Dewing	230	6—7	7—8
F_1	300	12	10—11

Таким образом гибрид значительно превышает по всем признакам обоих родителей.

Углеводы

Топография сахаров по отдельным тканям представлена в табл. 25.

Из полученных данных следует:

1. Восстанавливающие сахара представлены как в родительских формах, так и в гибриде величинами одного порядка.

2. Сахароза в гибриде, как во всем корне, так и особенно в сосудисто-волокнистых пучках и паренхиме, представлена в удвоенном количестве.

Таблица 25

	Мангольд			Dewing			F_1			Процент сухого вещества		
	Восст. сахара	Сахароза	Р. у.	Восст. сахара	Сахароза	Р. у.	Восст. сахара	Сахароза	Р. у.	Мангольд	Dewing	F_1
Головка целиком	0.20	3.60	1.00	0.10	3.70	0.91	0.15	6.55	1.58	12.4	11.0	17.0
Периферия головки	0.25	3.64	1.23	0.16	3.50	1.13	0.15	6.10	1.88	13.3	11.8	16.7
Внутренняя часть периферического слоя	—	—	—	0.12	4.40	0.86	0.15	6.70	1.80	—	11.1	15.4
Сердцевина головки	0.27	2.0	0.81	0.16	4.83	0.86	0.16	5.20	1.20	8.6		13.9
Корень целиком	0.30	4.75	1.12	0.09	5.28	0.80	0.13	9.25	1.53	11.9	9.56	17.7
Пучки внутреннего слоя	0.13	5.83	1.08	0.08	5.50	0.89	0.13	10.7	1.63	—	13.3	20.8
Паренхима внутренняя	0.14	6.50	0.97	0.11	5.60	0.82	0.14	11.7	1.44	—	11.7	19.5
Пучки средние	–	—	—	—	—	—	0.15	10.3	1.51	—	—	—
Паренхима средняя	—	—	—	—	—	—	0.14	11.5	1.37	—	—	—
Наружная часть корня	0.10	5.66	1.08	0.11	5.80	0.91	0.15	8.78	1.45	—	12.6	16.6

3. Резервных углеводов в гибриде во всех тканях больше, примерно на 50%, чем в более богатом этими веществами родителе.

4. Тип распределения сахаров обратный, чем в кормовой свекле, т. е. сахаров больше в паренхиме, чем в пучках.

5. Сухого вещества в гибриде на 50% больше, чем в Мангольде, более богатом сухими веществами родителе.

Если мы сделаем перечисление сахаров на остаточный сухой вес (сухое вещество минус растворимые сахара), то получим, что как в пучках, так и в паренхиме у гибрида количество сахарозы превышает родителей больше, чем на 50%.

Инвертаза

Гидролитическая активность инвертазы выражается следующими цифрами:

Таблица 26

	В мг глюкозы на сырой вес				То же на остаточный сухой вес		
	pH	Мангольд	Dewing	F_1	Мангольд	Dewing	F_1
Корень	4.7	5.33	1.47	0.0	154.0	35	0.0
„	7.0	5.56	1.47	1.1	65.3	35	13.2
Периферия головки	4.7	5.86	4.03	1.81	62.3	49.5	17.6
„ „	7.0	8.06	4.03	4.95	85.5	49.5	47.3
Глюкозидаза Вайденгагена	—	6.05	2.56	4.4	65.0	33.0	41.8

Таким образом активность инвертазы в корне F_1 меньше, чем у любого из родителей.

Каталаза Таблица 27

(2 г мязги на 20 мл воды + 10 мл 1% H_2O_2) в мл O_2

	Мангольд	Dewing	F_1	Мангольд	Dewing	F_1
	На сырое вещество			На остаточный сухой вес		
Корень	6.4	6.7	14.0	77.0	159	169
Периферия головки	11.0	13.2	21.6	117.0	162	206

Следовательно, активность каталазы при исчислении на сырое вещество в гибриде F_1 превышает примерно вдвое активность этого фермента у каждого из родителей.

Свекла Мангольд обладает большими потенциальными возможностями, которые реализуются при наличии другой внутренней среды (при скрещивании) и дают новые формы с высокими утилитарными качествами. Савицкий (1936) ([32]) показал, что при помощи скрещивания низкосахаристых форм кормовой и столовой свеклы и некоторых рас Мангольда имеется возможность синтеза высокосахаристых форм, приближающихся к сахарной свекле. Специфическое действие Мангольда при скрещивании с кормовой свеклой можно видеть у гибридов F_1 в работе западно-европейских исследователей (например, Бужи), хотя ими не отмечается принципиальная значимость данного явления.

Лаборатория физиологии и биохимии.
Всесоюзный научно-исследовательский институт сахарной промышленности.
Киев.

Поступило
15. VI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Вотчал Е. Ф., Научные зап. сах. пром. XL, стр. 34 и 36.
[2] Вюрмзер, Биологическое окисление и восстановление, стр. 188, 1935.
[3] Еременко В., Про осмотичне тиснення у листках цукрового буряку, Украинск. ин-тут прикладной ботаники (рукопись).
[4] Ермоленко А., Мина И. и Оканенко А., Труды Научного института селекции, т. 2, стр. 107, 1928.
[5] Коваленко В. Г., Физиологич. лабор. Академии Наук УССР. Из неопубликованных данных.
[6] Коваленко В. Г., Отчет физиологич. лабор. УАН за 1930 г. (не опубликовано).
[7] Копыл-Гомоляко С. Е., Научные зап. сах. пром., XLVI—XLVIII, стр. 8.
[8] Кренке Н. П., Хирургия растений, 1928.
[9] Курсанов А. и Казакова М., Труды ЦИНС, № 12, 1933.
[10] Оканенко А. С., Труды Научного ин-та селекции, т. V, 1930.
[11] Оканенко А. С., Труды Научного ин-та селекции, т. V, 1930.
[12] Оканенко А., Толмачев И., Кекух А., Труды Научного ин-та селекции, т. II, стр. 19, 1928.
[13] Опарин А. И., Успехи химии, т. III, вып. 2, 1934.
[14] Опарин А. и Курсанов А., Труды ЦИНС, № 12, 1933.

[15] Орловский Н. И., Труды Научного ин-та селекции, т. IV, 1928.
[16] Ритель С. В., «Сельское хозяйство», № 9—10 и 11—12, 1916.
[17] Рубин Б. А. и Лутикова О. Г., Биохимия, т. II, вып. 2, 423.
[18] Рубин Б. А. и Фениксова Р. Ф., Журнал сах. пром., № 7—8, 1929.
[19] Рубин Б. А., Фениксова Р. Ф. и Земский В. И., Журнал сах. пром., № 1—2, 1930.
[20] Савицкий В. и Оканенко А., Научные зап. сах. пром., № 4, 1935.
[21] Савицкий В., Научные зап. сах. пром., № 2, 1935.
[22] Савицкий В., Труды с.-х. академии им. Ленина, т. XXVII, ч. 2, стр. 44, 1936.
[23] Смирнов А. И. и Ерыгин П. С., Труды ЦИНС. № 8, стр. 100, 1932.
[24] Табенцкий А. А., Доклад на конференции по сах. пром. в Киеве, 1929.
[25] Штроммер, Вестник сах. пром., № 44—50, 1908; № 11, 1909.
[26] Ярошевский П. Е., Научные зап. сах. пром., XIV, стр. 271.
[27] Colin, Bull. de l'associat. des chim. de sucr. etc., p. 12, 1924/25.
[28] Colin, C. R. hebd., 168, 697, 1919.
[29] Colin H., C. R. Defin. de la VI Assemblée de SIRB, p. 145, Bruxelles, 1936.
[30] Colin H., Public. de l'Ins. Belg. pour l'Amél. de la betterave, № 5, p. 191, 1936.
[31] Maquenе L., Zeit. d. Ver. d. D. Zuck. Ind., S. 239, 1836.
[32] Parisi E., de Vito C., Ind. Sacc. It., № 8, 1932.
[33] Ruland, Zeit d. Ver. d. D. Zuck. Ind., S. 1. 1912.
[34] Spengler, und Weidenhagen. Zeit. d. Ver. d. D. Zuck. Ind., S. 842, 1926.
[35] Stracosch S., Zeit. d. Ver d. Zuck. Ind., S. 1057, 1907.
[36] Tottingam W. E. und Lepkovsky S., Journ. Agr. Resch., XXXIII, № 1. 1926.

A. S. OKANENKO. ON THE BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF SOME SORTS OF BEETROOT

SUMMARY

I. On the specifity of sugar-acumulation in different sorts of *Beta vulgaris L.*

1. A study of the quantity and proportions of sugars in the leaves of different sorts of beetroot at early stages of growth has proved that the leaves of the sorts used for fodder (Arnim, Ekkendorf) contain less sugar, than those of the sugar beet. In the middle of the vegetation period (July, August) the quantity of sugars in fodder-and sugar beets is approximately equal.

The greatest amount of sugars is often found in the salad-sort Mangold. This state remains the same up to the close of the vegetation period, only in Mangold there is a certain fall of sugar content.

2. The approximate equality of sugar content in the leaves of various sorts with a marked difference of the saccharose percentage in the roots (6% in Ekkendorf beet and 18% in sugar beet) justifies the conclusion, that the limit for the accumulation of various percentages of saccharose is set — if its amount in the leaves is sufficient—by the peculiarities of physiological and biochemical organisation of the root.

Graftings of fodder-beet leaves on a sugar beet root and inversely have proved that in a beet that has subsisted throughout the vegetation period

with leaves of another sort the root accumulates its own typical a percentage of saccharose.

Active biochemical processes rather than a passive accumulation of sugar (increase of sugar percentage) take place in the beet-root, involving the specific-activity of different tissues and cells.

The assimilation of sugar by the root proceeds in two directions: an increase in size of the root and a rise of its sugar percentage; both these processes assuming a specific course in different varieties. This does not imply in any way that the leaves do not play their part in the obtainment of a characteristic sugar percentage. Leaves belonging to different varieties and kinds differ some in the diurnal dynamics of sugars (morphological races), others in enzyme activity, still others in their content of calcium oxalate. In particular, ultra-fertile and ultra-sugary sorts differ from one another by the content of sugars. But these differences are reflected in the roots only if potentially possible amount of sugar in the root has not yet been fully attained.

II. The inheritance of biochemical characters in *Beta vulgaris* L.

A comparative study of the parental forms of different sorts of beet and of their hybrids has shown that the composition of the latter differs, according to the peculiarities of the forms taken for crossing.

A cross of the sugar beet and the fodder-beet Ekkendorf gives a hybrid with an intermediate weight of roots and an intermediate sugar content. A more detailed analysis showed however that different sections of the hybrid's root display marked peculiarities. The parts containing fibres vascular bundles exhibit a sugar content superior to the average sugar percentage of the parental forms, while the regions of intermediate parenchyma are rather similar to the root parenchyme of the fodder type. In the parenchymatic parts a considerable content of monosaccharides is found, approaching the average content of the parental forms.

The amount of reserve carbohydrates found in a hybrid is intermediate as compared with that of the parents.

A crossing between Mangold and red Egyptien type beet-root (Dewing) gives a hybrid possessing a higher weight of root than that of the parental forms and a higher percentage of sugar. The content of reserve carbo-hydrates in the hybrid is the same as in Mangold.

Catalase activity is considerably higher in the hybrid than in the parents; thus the Mangold beet is endowed with great potential possibilities, which if realised in the presence of another internal medium (when interbreeding) yield new forms of considerable industrial value.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

В. И. ТОВАРНИЦКИЙ

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОХИМИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ СОРТОВ У СОИ

Сопоставляя результаты наших работ 1932—1933 гг. по изучению хода роста сои и превращению веществ в процессе созревания ее семян [12] с новейшими воззрениями на ферментативные процессы в живой клетке, мы пришли к некоторым новым представлениям в отношении биохимических особенностей сортов, которые и излагаются кратко в настоящей работе.

Прежде всего отметим здесь наиболее существенные отличия в развитии двух изучавшихся нами сортов сои: раннеспелого Крушуль 9/3 и позднеспелого Харбинская 231а (табл. 1).

Таблица 1

Фенологические данные по ходу роста сои

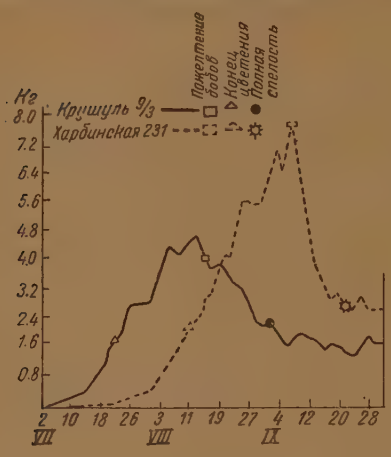
Фазы развития	Крушуль 9/3	Харбинская 231а
Появление всходов	22/V	25/V
Появление первого тройчатого листа	1/VI	4/VI
Ветвление	20/VI	28/VI
Начало цветения	23/VI	2/VII
Конец цветения	23/VII	13/VIII
Пожелтение бобов	19/VIII	8/IX
Созревание	2/IX	22/IX

Посев был произведен 12/V. Длина вегетационного периода, таким образом, равнялась: у сорта Крушуль 9/3 104 дням, а у сорта Харбинская 231а 128 дням. Как видим, у названных двух сортов имеются резкие сдвиги в наступлении отдельных фаз развития: в цветении на 21 день, в созревании на 24 дня. В этих же работах 1932 г., проведенных совместно с Н. А. Панковой, было установлено, что, начиная с момента цветения, развитие сои происходит поярусно, причем каждая новая фаза в развитии бобов начинается в нижнем ярусе, продолжается в среднем и заканчивается в верхнем. В результате весь период развития бобов по ярусам (от момента их образования до созревания) объемлет следующее количество дней: для нижнего 61, среднего 53 и верхнего 48. В таком же порядке располагается и относительная урожайность отдельных ярусов. Для указанных двух сортов имеем (табл. 2):

Таблица 2

Сорт	Относительная урожайность по ярусам, в процентах			Общий урожай в кг с делянки 100 м²
	Нижний ярус	Средний ярус	Верхний ярус	
Крушуль 9/3	45	35	20	56
Харбинская 231а	39	36	25	112

Приведенная диаграмма наглядно отображает значительные различия как в сроках цветения, так и созревания семян у этих сортов, что в свою очередь позволяет предполагать здесь и различную скорость и направленность биохимических процессов, протекающих внутри растения.



Динамика накопления массы бобов (50 растений).

Мы считали важным и с теоретической и с практической точки зрения выяснить те основные причины и специфические биохимические свойства сортов, которыми обусловлены уже отмеченные выше различные темпы развития растений и их различная скороспелость.

Основное внимание в нашей работе было обращено на динамику углеводов и азотистых веществ в семенах в процессе их созревания. Параллельно изучалась активность некоторых ферментов.

В проведенных до сих пор работах углеводам соевого зерна отводилось мало внимания, несмотря на то, что с биохимической точки зрения динамика углеводов в сое как раз и представляет наибольший интерес, поскольку углеводы являются исходным или дополнительным материалом при синтезе жиров и белков.

Данные по динамике углеводов в процессе созревания семян сои приведены в табл. 3.

Таблица 3

Динамика форм углеводов в процессе созревания семян сои (в процентах на обезжиренное сухое вещество)

Углеводы	Крушуль 9/3				Харбинская 231а			
	13/VIII	16/VIII	25/VIII	2/IX	31/VIII	6/IX	14/IX	22/IX
Моносахара	2.01	1.84	1.14	1.45	3.51	3.27	2.37	1.97
Сахара	9.54	8.00	7.58	10.43	11.05	10.83	10.84	10.72
Крахмал и декстрины	6.25	9.83	10.86	8.71	4.86	5.33	5.75	6.24
Гемицеллюлозы	0.49	0.77	1.53	4.42	5.25	7.31	8.27	8.37

Эти данные вскрывают целый ряд интересных моментов. Мы видим, как по мере созревания семян содержание моносахаров и сахарозы понижается, а крахмала и гемицеллюлоз увеличивается. Эта закономерность выдерживается и в ярусном разрезе, где, как уже отмечалось, созревание семян происходит в направлении снизу вверх. Здесь мы подмечаем и другое явление: постепенную миграцию моноз и сахарозы в те участки растения, где в данный момент идет наиболее усиленное созревание семян. Так, для сорта Крушуль 9/3 и Харбинская 231а динамика углеводов по ярусам выражается следующими цифрами (табл. 4):

Таблица 4

Динамика форм углеводов в зерне по ярусам

Ярус	Моносахара	Сахароза	Крахмал и декстрины	Гемицеллюлоза	Моносахара	Сахароза	Крахмал и декстрины	Гемицеллюлоза
	Крушуль 9/3 13/VIII				Крушуль 9/3 2/IX			
Верхний	1.93	8.93	5.23	—	1.97	13.37	4.50	3.28
Средний	1.96	9.25	6.57	0.51	1.55	10.23	8.44	3.72
Нижний	2.14	10.46	7.01	0.98	0.84	8.10	11.61	6.26
	Харбинская 231а 31/VIII				Харбинская 231а 22/IX			
Верхний	3.82	11.21	4.21	4.12	1.92	10.72	6.30	8.38
Средний	3.52	10.04	4.70	5.11	1.95	10.75	6.25	8.36
Нижний	3.18	10.90	5.67	6.63	1.97	10.70	6.27	8.38

Особенно резко эта динамичность выражена у раннеспелого сорта Крушуль 9/3, созревающего на 25 дней раньше Харбинской 231а. Мы видим, что у этого сорта происходит более усиленная мобилизация углеводов и переброска пластического материала из яруса в ярус, чем у позднеспелого Харбинская 231а. У последнего наблюдается выравненность этих процессов как в течение всего периода созревания, так и по ярусам, что вполне согласуется с установленными фактами большей равномерности и одновременности созревания этого сорта.

Таким образом, как видим, динамика сахаров определяется у этих сортов резко различными скоростями их превращения в запасные формы и использования на образование жира и белка. Несомненно, что различия в скоростях этих процессов определяются различиями, в свою очередь зависящими от физико-химических условий, которые имеются в клетках растений.

Как известно, рядом работ А. И. Опарина ([3], [4]) было показано, что в живой растительной клетке синтез и гидролиз (по крайней мере в отношении сахарозы) производится не различными самостоятельными типами ферментов, как полагали некоторые исследователи, а одним и тем же ферментом в зависимости от его состояния. Гидролизующее действие фермента проявляется или бывает выражено более сильно только в гомогенных вод-

ных растворах (микрогетерогенное состояние), а синтезирующее действие осуществляется лишь на поверхностях макрогетерогенных систем в случае адсорбции фермента белковыми субстратами. В связи с этим существовавшие до сих пор методы определения ферментов в автолитических смесях давали чрезвычайно мало для познания направленности этих процессов в живой клетке. Лишь после работы А. Л. Курсанова [1], применившего уже ранее использованный Björksten'ом и в особенности Mothes'ом метод вакуум-инфильтрации, стало возможным изучать не только активность сахаразы, но и направленность ее действия. Ряд работ, проведенных А. И. Опариным [3, 4], Б. А. Рубиным [7, 8], А. Л. Курсановым [1, 2], Н. М. Сисакяном [9], показал, что в зависимости от состояния растительного организма, внешних влияний или сорта направленность работы сахаразы в сторону синтеза или гидролиза может быть выражена в разной степени. Эта направленность действия сахаразы находит себе отражение в соотношении между сахаразой и монозами, которые накопляются в тканях растений.

Пытаясь подойти с этих позиций к процессам, совершающимся в созревающих семенах сои, мы столкнулись с двумя затруднениями: невозможностью применить метод вакуум-инфильтрации к семенам и необнаружением гидролитического действия фермента, определяемого по методу автолиза. Отметим, что с аналогичным явлением целый ряд исследователей встречался неоднократно при изучении корней сахарной свеклы, где в ряде случаев тоже не удалось обнаружить присутствия сахаразы. Позднее А. И. Опарину [5] и Б. А. Рубину [6] удалось показать наличие гидролизующего действия фермента в отдельных участках корня (головка и поверхностный слой). В дальнейших исследованиях этих же авторов, уже с применением метода вакуум-инфильтрации, была внесена полная ясность в этот вопрос, причем оказалось, что инвертаза присутствует даже во внутренней части корня и что отсутствие ее является только кажущимся, в силу значительного преобладания синтетического действия над гидролитическим.

В ряде перечисленных работ удалось также показать, что соотношение между указанными действиями фермента $\frac{\text{синзте}}{\text{гидролиз}}$ определяет собой целый ряд физиологических признаков растения, как скороспелость, способность к хранению, а также общее богатство растения сахарами и качественный состав последних, что было показано рядом работ Б. А. Рубина с луком, капустой и сахарной свеклой и работами Н. М. Сисакяна с озимой пшеницей и хлопком. Представляло интерес установить эти соотношения между отдельными формами сахаров и в созревающем зерне сои, с одной стороны, и физиологическими свойствами сорта — с другой. Есть все основания полагать, что от энергии процессов мобилизации углеводов и скорости их перемещения будет зависеть и скорость прохождения процессов уплотнения сахаров и синтеза жиров и белков и тем самым будут определяться сроки окончания созревания зерна, т. е. в конечном итоге скороспелость сорта (табл. 5).

Из приведенных данных видим, что по мере созревания семян, как и следовало ожидать, отношение $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$ увеличивается, указывая тем самым

Таблица 5

Изменения отношения $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$ в процессе созревания зерна сои

Сорт	13/VIII	16/VIII	25/VIII	2/IX
Крушуль 9/3	4.7	4.3	6.6	7.2
Сорт	**31/VIII**	**6/IX**	**14/IX**	**22/IX**
Харбинская 231а . .	3.1	3.3	4.6	5.4

на усиление процесса синтеза при созревании семян. С другой стороны, это отношение в течение всего периода созревания, как правило, всегда больше у скороспелого сорта Крушуль 9/3, чем у позднеспелого Харбинская 231а.

Таким образом полученные нами данные не совпадают с выводами, к которым пришли по этому вопросу Опарин, Рубин и Сисакян. Необходимо, однако, отметить, что исследования перечисленных выше авторов и других проводились исключительно на вегетативных частях растений, тогда как объектом нашего изучения служили семена. В последних, как известно, наиболее резко выраженными и по существу единственно представленными процессами являются процессы синтетические, вследствие чего и изменения величины отношения $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$ отражают лишь ту или иную степень усиления синтезирующего действия сахарозы и не дают представления о гидролизующей активности последней. Благодаря этому величина отношения $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$ в нашем случае может и не быть столь тесно связана со степенью скороспелости сорта.

Возможно также, что вследствие общей направленности процессов в созревающем зерне в сторону синтеза соотношения между гидролизом и синтезом должны сместиться здесь в сторону синтеза и тем раньше и энергичнее, чем ближе растение к окончанию вегетационного периода и завершению репродуктивной стадии, т. е. чем оно скороспелее. Казалось вполне вероятным, что эти соотношения должны сохраниться также у разнообразных сортов (выращенных, однако, в одинаковых условиях) в зависимости от их скороспелости и в связи с ней. Проведенное в последующем изучение состава сахаров у ряда сортов с различным периодом вегетации вполне подтвердило наше предположение. Так, для ряда сортов сои мы получили следующие данные (табл. 6).

Таким образом, противоречие между нашими данными и результатами работ Института биохимии АН по этому вопросу является лишь кажущимся, и наблюдавшиеся нами факты могут быть также объяснены с точки зрения тех представлений, которые развиваются А. И. Опариным относительно природы действия ферментов в живой клетке.

Для окончательной проверки этих положений следует провести изучение работы фермента в листьях сои.

Таблица 6

Район	Сорт	Длина вегетационного периода	Сахароза	Монозы	Отношение сахароза / монозы
Северный Кавказ	Ставропольская	105—115	9.31	0.99	9.4
» »	Харбинская 199	110—120	10.27	1.11	9.2
» »	Староукраинская	110—130	10.16	1.24	8.1
» »	Харбинская 231а	120—140	7.98	1.13	7.0
» »	Гунджулинская	130—150	5.79	1.39	4.1
Закавказье . . .	Гурийская	140—150	12.3	1.70	7.2
» . . .	Иллини	145—160	12.5	2.20	5.6
Азово-Черноморский край . .	Желтая Амурская	115—125	13.5	11.80	7.5
Азово-Черноморский край . . .	Людмила Ронская	120—130	11.9	2.20	5.4

Вышеприведенными работами других авторов было показано также, что качественный состав сахаров, отображаемый в виде отношения $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$, обладает чрезвычайно большой устойчивостью по сортам, превращаясь, таким образом, в стойкий сортовой признак. Наши исследования по этому вопросу также подтверждают правильность этого положения.

Дальнейшая наша работа была направлена в сторону выявления состояния белков в зерне сои, при этом мы исходили из предположения, основанного на работах Опарина, о том, что состоянием белков может в известной степени определяться и направленность действия гидролитических ферментов. Основное внимание мы уделили динамике и превращениям в зерне белковых веществ. В процессе созревания семян у тех же сортов сои мы определяли: общий азот, белковый азот, небелковый азот и, кроме того, ту фракцию азотистых веществ, которые переходят в водную вытяжку с разделением их в свою очередь на небелковую и белковую (осаждаемую свинцом) фракцию. Последние представляют собой чрезвычайно лабильные белки, способные подвергаться разнообразным изменениям под влиянием тех или иных причин.

Данные по динамике азотистых веществ в процессе созревания семян приведены в табл. 7.

Таблица 7

Динамика форм азотистых веществ при созревании семян сои
(в процентах на обезжиренное сухое вещество)

Сорт	Дата	Процент общего N	Процент белкового N	Процент небелкового N	Процент общего водноразств. N	Процент белкового водноразств. N	В процентах к общему N
Крушуль 9/3 . . .	13/VIII	8.60	7.61	0.99	2.69	1.70	19.7
» . . .	16/VIII	8.80	7.94	0 86	2.72	1.86	21.7
» . . .	25/VIII	9.25	8.43	0.82	5.30	4.48	48.4
» . . .	2/IX	9.25	8.44	0.81	6.13	5.32	57.5
Харбинская 231а .	31/VIII	8.35	7.54	0.81	2.95	2.14	25.6
» .	6/IX	8.19	7.63	0.56	3.14	2.58	31.5
» .	14/IX	8.32	7.86	0.46	3.87	3.41	40.9
» .	22/IX	8.17	7.66	0.51	4.63	4.12	50.4

Из данных табл. 7 видим, что процент протеина в процессе созревания зерна изменяется мало. В основном превращения азотистых веществ направлены в сторону синтеза белка из небелковых форм азота. В этой динамике азотистых веществ нет ничего нового, так как эти положения были установлены уже давно в ряде русских работ в исследованиях Васильева, Недокучаева, Залесского и Благовещенского. Однако обращает на себя внимание поведение той фракции белков, которую мы определяем как воднорастворимую белковую фракцию. В самом деле, из данных таблицы видно, что в процессе созревания зерна происходят чрезвычайно резкие сдвиги именно в этой фракции лабильных белков; за небольшой промежуток времени содержание лабильных белков в зерне увеличивается в 2—3 раза, а именно: у Крушуль 9/3 с 1.70 до 5.32%, а у Харбинской 231а с 2.14 до 4.12%, или в процентах от общего азота — с 19.7 до 57.5 и соответственно с 25.6 до 50.4.

Не говоря о чисто практическом значении этих фактов [1], вполне естественно было предположить, что эта резко изменяющаяся и возрастающая растворимость белков влечет за собой и соответствующие изменения в других процессах в зерне и в первую очередь в деятельности ферментов. И действительно, проведенные нами определения гидролитической активности ферментов липазы, протеазы и уреазы в болтушке показали, что активность эта в процессе созревания зерна возрастает. В особенности важными мы считаем данные, полученные для уреазы, наиболее характерного для сои фермента.

Работами Самнера ([10]) было показано, что уреаза — фермент белковой природы, вернее говоря, что она сильно адсорбируется на белковых системах, где и проявляет свое активное действие. По нашим данным видно, как увеличение количеств растворимого белка влечет за собою значительное увеличение «выхода» уреазы из адсорбированного состояния и сопровождается резким повышением ее гидролитической активности.

Ниже приводим данные динамики активности ферментов в процессе созревания семян сои — сорт Харбинская 231а. Активность липазы и протеазы выражена в миллиграммах $^1/_{10}$ нормального едкого натра на 1 г муки за 24 часа при температуре 38°, а активность уреазы — в миллиграммах разложенной мочевины на 1 г муки за 2 часа при той же температуре.

Таблица 8

Динамика активности ферментов в процессе созревания семян сои

Дата	Липаза	Протеаза	Уреаза
31/VIII	0.49	0.43	530
6/IX	0.45	0.45	645
14/IX	0.37	0.70	1194
23/IX	0.74	0.75	1069

[1] В связи с получением из сои молока, причем различные сорта дают молоко разного выхода и разного количества, что было нами подтверждено на ряде сортов.

Дальнейшие исследования показали, что фракция лабильных воднорастворимых белков может рассматриваться как характерный сортовой признак, сохраняющийся у сорта в самых разнообразных географических условиях. Так, для трех сортов сои в четырех различных географических пунктах нами получены следующие результаты (табл. 9):

Таблица 9

Содержание воднорастворимого белка и активность уреазы у сортов сои в различных географических условиях

Сорт	Армавир		Днепропетровск		Харьков		Приморье	
	Процент воднораств. белка	Уреаза	Процент воднораств. белка	Уреаза	Процент воднораств. белка	Уреаза	Процент воднораств. белка	Уреаза
Харбинская 199	26.6	168	26.3	133	28.8	112	27.1	124
Харбинская 231а	25.6	123	22.6	121	23.2	108	25.1	113
Крушуль 9/3	22.7	112	21.4	95	21.7	91	25.0	112

Содержание воднорастворимого белка мы привели в сопоставлении с активностью уреазы для того, чтобы еще раз более рельефно подчеркнуть вышеустановленную нами связь между этими двумя показателями, характерными для сорта. Из таблицы видим, что содержание воднорастворимого белка у сорта Харбинская 199 во всех решительно пунктах всегда выше, чем у Харбинская 231а, а у последней выше, чем у Крушуль 9/3. Такую же точно закономерность обнаруживает и активность уреазы, что в связи с вышеприведенными соображениями является вполне понятным.

Проведенные нами анализы различных сортов сои показали, что содержание воднорастворимых белков в семенах совершенно не связано с содержанием в них общего количества белка, что видно, например, из табл. 10.

Таблица 10

Содержание общего и воднорастворимого белка у сортов сои

Сорт	Процент общего белка	Процент содержания воднораств. белка, в процентах от общего
Харбинская 118	40.2	45.5
Гунджулинская	38.5	42.4
Харбинская 199	38.4	69.5
Харбинская 231а	36.8	61.1
Казахстанская	36.6	51.5
Манчу	35.8	82.7
Староукраинская . . .	31.9	84.6

Следует признать, таким образом, что изменения состояния белков, степень их лабильности связана с влиянием каких-то более глубоких, остающихся не известными для нас в настоящее время, причин.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Курсанов А. Л., Биохимия, I, 3, 1936.
[2] Курсанов А. Л., Биохимия, I, 4, 1936.
[3] Oparin A., Ergebn. d. Enzymforsch., 3, 57, 1934.
[4] Опарин А. И., Биохимия, II, 2, 1937.
[5] Опарин А. И. и Дьячков Н. Н., Труды ЦИНС, 1, 5, 1928.
[6] Рубин Б. А., Ж. С. П., 7/9, 1929.
[7] Рубин Б. А., Биохимия, I, 4, 1936.
[8] Рубин Б. А., Биохимия, II, 2, 1937.
[9] Сисакян Н. М., Биохимия, II, 2, 1936.
[10] Sumner B., J. of biol. Chem., 69, 70, 1926; 76, 1928; 79, 1929.
[11] Sumner B., Ergebn. d. Enzymforsch., I, 1932.
[12] Труды Института зернобобовых культур, IV, 1935.

V. J. TOVARNITSKY. STUDIES ON THE BIOCHEMICAL CHARACTERIZATION OF SORTS IN THE SOY-BEAN

SUMMARY

1. It was shown by a series of studies carried out in this laboratory during the last few years, that different sorts of the soy-bean plant exhibit considerable variation with regard to the onset of the separate stages of development and seed maturation, resulting on the whole in varying rates of ripening.

2. An investigation of the dynamic changes of carbohydrates and proteins and determinations of some enzymes have divulged marked differences in the biochemical processes occurring in the plants and forming the basis of their physiological dissimilarities.

3. Thus, it was found that the early sorts of soy-bean manifest a greater lability and more dynamic behaviour of the carbohydrate complex, directed to increased synthetic activity of saccharase, as evidenced by the ratio $\frac{\text{saccharose}}{\text{monoses}}$. In seeds of the forward varieties this ratio is always relatively high not only at the stage of full maturity but likewise at the different stages of ripening. The transport and migration of the soluble sugars and their transformation into depot carbohydrates also proceed at a higher rate in the forward sorts.

4. Considerable differences have been detected in the proteins of the different sorts of soy-bean, and particularly in the most labile fraction of the water-soluble proteins. In the course of ripening the content of labile proteins increases two- or threefold, while there is only a small increase in protein percentage and no change in total protein content. These changes can take place only through alterations of the physico-chemical conditions prevailing in the vegetable cell, these bringing about in turn an alteration of the physico-chemical state of the proteins. The content of labile water-soluble proteins was shown to be a typical feature of sort,

remaining unchanged under varying geographical conditions. The contents of this protein fraction at different stages of ripening of the seeds, as well as in different sorts, is closely related to the activity of urease — the typical enzyme of the soy-bean. This points not only to the protein nature of urease, established by the investigations of Sumner, but also to the adsorption of this enzyme by a protein substratum.

РЕЗОЛЮЦИЯ

совещания биогруппы Академии Наук СССР по вопросам биохимии сорта и наследования биохимических признаков 16—18 апреля 1937 года

1. Совещание по «Биохимии сорта и наследованию биохимических признаков», созванное Президиумом Биологической группы и Институтом биохимии Академии Наук СССР, считает, что в решениях поставленных перед агробиологией партией и правительством задач по повышению урожая зерновых до 7—8 миллиардов пудов биохимия призвана сыграть важную роль, поскольку борьба за выполнение этой задачи преследует одновременно и цели улучшения качества урожая — повышение богатства культурных растений питательными и другими хозяйственно-ценными веществами. Такого же порядка задачи должны быть разрешены и в отношении других сельскохозяйственных культур. Роль биохимии вытекает из того факта, что физиологические особенности сортов, их хозяйственно-полезные свойства и химический состав зависят в основном от физико-химической организации живой клетки и биохимических процессов, в ней протекающих.

2. Заслушав доклады акад. Шмука А. А., проф. Иванова Н. Н., тт. Ермакова А. И. и Арасимович В. В., проф. Иванова С. Л., проф. Благовещенского А. В., д-ра Нилова В. И., проф. Опарина А. И., д-ра Рубина Б. А. и тт. Сисакяна Н. М., Елизаровой С. С., Товарницкого В. И. и Оканенко А. С., совещание констатирует, что в настоящее время в Советском Союзе рядом институтов и лабораторий уже проводится значительная работа по биохимической характеристике сортов, а также по селекционному отбору по биохимическим признакам. Этими исследованиями в общем охвачены основные направления работы в области биохимии сорта, и многие из них уже дали в целом ряде случаев ценные, как с точки зрения теоретической, так и практической, результаты.

Так, работами ВИР (проф. Иванов Н. Н., Арасимович В. В., Ермаков А. И.) установлены важные различия между отдельными сортами одной и той же культуры по химическому составу, питательной и технической ценности и закономерности в распределении ряда биохимических признаков, связанных с особенностями реагирования культурных растений на эколого-географические условия. Следует отметить разработку ВИР тонких методов химического анализа, позволяющих исследовать качество одного семени с сохранением его всхожести, а также установления ряда интересных фактов, касающихся наследования сахаристости у бахчевых культур.

Исследованиями акад. Шмука А. А. и д-ра Нилова В. И. установлены закономерные явления в области образования химических соединений при отдаленной гибридизации растений, что имеет весьма большое значение как в отношении выяснения вопросов эволюции химических веществ растений, так и в отношении непосредственного получения новых форм растений, пригодных для практического использования.

По докладу проф. С. Л. Иванова совещание отмечает важность, которую

имеет для сельского хозяйства изложенная автором климатическая теория изменения химического состава растений и возможность осуществлять на ее основе предсказания качества урожая масличных растений. Вместе с тем совещание считает, что автору этой теории следует перейти от констатации фактов связи между климатом и химизмом растений к исследованию причин отмеченных им явлений.

По докладу проф. А. В. Благовещенского совещание отмечает, что разрабатываемая им «Теория эволюции химического вещества в органическом мире» не имеет под собой необходимого количества фактов, подтверждающих правильность выдвигаемых автором закономерностей в эволюции в связи с филогенезом. Совещание отмечает также, что точка зрения автора, согласно которой эволюция неизбежно ведет к уничтожению органической жизни на земле, не находится в должном соответствии с единственно правильным эволюционным учением Дарвина.

Работами проф. Опарина А. И., д-ра Рубина Б. А., Елизаровой С. С., Сисакяна Н. М. и Курсанова А. Л. (Институт биохимии Академии Наук СССР), сконцентрировавших свое внимание на ферментной системе растений, установлен ряд важных фактов относительно физиологического значения ферментов и связи между активностью и направленностью их действия и хозяйственно-ценными биологическими свойствами сорта, в частности богатством в отношении содержания сахара, скороспелостью и засухоустойчивостью.

В работах Товарницкого получены интересные данные по вопросу о биохимических различиях и изменчивости сортов сои, которые также могут быть использованы в целях выведения ценных сортов.

В работах Оканенко (ВНИС) изучена специфичность процессов накопления сахаров у различных рас свеклы и показана роль отдельных органов в накоплении процента сахара. Обнаружены также важные факты в поведении гибридов при скрещивании сахарной и кормовой свеклы и возможность свободного перекомбинирования сахаристости и других признаков, обусловливающих качество свеклы. Эти работы позволяют привлекать новые формы для создания синтетических сортов.

Следует отметить также работы, проводимые Институтом овощного хозяйства, по специальному отбору по ферментным признакам с целью выведения скороспелых и устойчивых при хранении сортов овощей (д-р Б. А. Рубин и С. И. Липман).

3. Совещание констатирует, что первый период изучения биохимии сорта и наследования химических признаков характеризовался в значительной мере лишь накоплением материала и данных, которые уже частично используются. В настоящее время насущно необходимым является подведение научной базы и дача теоретического объяснения уже накопленным материалам в целях управления интересующим нас явлением. Помимо этого, необходимо изучить растительное сырье, используемое в различных областях промышленности, с точки зрения биохимической и технологической оценки его, так как только на этой основе может быть охарактеризовано производственное достоинство сырья, которым в значительной мере определяется качество готовой продукции.

Совещание считает также необходимым развитие исследований по химическому изучению новых растений с целью выявления среди них форм, имеющих особую ценность для социалистического хозяйства Союза.

Одновременно совещание отмечает, что проводимая сейчас работа страдает рядом существенных недостатков. К числу основных недостатков следует отнести то, что работы проводятся сейчас разрозненно, отдельными институтами и лабораториями, при отсутствии договоренности между ними и необходимой связи. Это приводит к распылению сил и средств и нарушает принцип коллективности, которая должна являться характерной особенностью научной работы, проводимой в Советском Союзе. Крупным недостатком является также отсутствие

совершенно необходимой в данном случае тесной связи с сопряженными науками (физиология, генетика и селекция). Отрицательной стороной проводимой сейчас работы является отсутствие необходимой настойчивости и инициативы у исследователей в деле внедрения полученных результатов в производство и их применение в практической селекционной работе. Сплошь и рядом селекционные станции, испытывая большую потребность в соответствующей методике, не получали достаточной помощи и методологических указаний.

В связи с этим обстоятельством роль биохимиков на станциях в большинстве случаев свелась к служебно-аналитической, тогда как биохимик может и должен принять участие в творческой работе по созданию сортов совместно с селекционером.

4. Совещание считает необходимым в целях объединения советских биохимиков, работающих по биохимической изменчивости растительных форм, создание при Институте биохимии Академии Наук СССР постоянного бюро, в функции которого входит следующее:

а) увязка и учет работ, ведущихся в различных лабораториях и на станциях Союза по линии биохимической изменчивости форм растений и наследования биохимических признаков;

б) выработка единых стандартных биохимических методов для массовых анализов;

в) организация обмена опытом путем заслушивания сообщений о научно-исследовательской работе на местах, организация выездных научных бригад для ознакомления с работой на месте;

г) консультация по вопросам методики научно-исследовательской работы и научной литературы.

5. Совещание считает необходимым и важным созыв ежегодных совещаний по образцу состоявшегося.

6. Совещание отмечает, что в ряде научно-исследовательских институтов системы Наркомзема, в которых вследствие наличия лабораторий и квалифицированных кадров имеется полная возможность вести углубленную работу по биохимическому исследованию сортов, такая работа не проводится. Обычно это мотивируется тем, что работы подобного рода относятся к чисто теоретическим. Между тем, как показали заслушанные на совещании доклады, исследования по биохимии сорта имеют непосредственное значение для практической селекции, и результаты их могут быть использованы в ряде случаев с большим успехом. Совещание считает необходимым всемерное развитие работ по биохимии сорта во всех отраслевых институтах и создание всех необходимых для этой цели условий.

7. Отмечая все возрастающую роль и значение биохимии для сельского хозяйства, совещание считает совершенно ненормальным положение, создавшееся в сельскохозяйственных институтах, где преподавание биохимии совершенно исключено из учебных программ.

Совещание считает необходимым войти с ходатайством в Управление учебными делами НКЗ СССР о внесении соответствующих коррективов в учебные программы сельскохозяйственных институтов.

СОДЕРЖАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СЕРИИ ЗА 1937 г.

TABLE DES MATIÈRES DE LA SÉRIE BIOLOGIQUE, 1937

Стр.

Аболина Г. И., Урожай растений в зависимости от внесения различных доз углекислых солей Ca, K и Mg 1023

Арасимович В. В., Закономерности в наследовании химических признаков у бахчевых в связи с селекцией на химический состав 1835

Базикалова А. Я., Новые данные о глубинной фауне *Amphipoda* Байкала 495

Балинский Б. И., Явления индукции в амбриональном развитии 941

Баринова Р. А., Динамика углеводно-коллоидного комплекса как фактор засухоустойчивости сахарной свеклы 255

Бах А. Н., Предисловие 1691

Берг Л. С., Классификация рыбообразных позвоночных . . . 1279

Берг Л. С., Успехи ихтиологии 1917—1937 гг. 1493

Берлин П. Ю., Витамин C в кумысе и кобыльем молоке . . . 1048

Боссэ Г. Г., О произвольном изменении пола у эйкомии . . . 607

Быховский Б. Е., Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей 1353

Вавилов Н. И., Пути советской селекции 635

Верещагин Г. Ю., Работа лимнологической станции Академии Наук СССР на Байкале . . . 1081

Виноградов Б. С., Работы Зоологического института по изучению млекопитающих Средней Азии 1143

Pag.

Abolina G. J., Die Abhängigkeit der Pflanzenernten von verschiedenen Mengen von Kohlensauren Salzen Ca, K und Mg 1048

Arassimovitsch V. V., Laws Governing the Inheritance of Chemical Character in *Cucurbitaceae* with Respect to Selection Aiming at Improved Chemical Composition 1850

Bazikalova A. J., Neue Angaben über die Tiefseefauna der Amphipoden des Baikalsees . . 504

Balinsky B. I., The Processes of Induction in Embryonic Development 952

Barinova R. A., Die Dynamik des kohlenhydrat-kolloidalen Komplexes, als Faktor für die Widerstandsfähigkeit der Zuckerrübe gegen die Dürre 269

Berlin P. J., Vitamin C in Koumiss and in Mare's Milk . . . 1076

Berg L. S., A Classification of Fish-like Vertebrates 1277

Berg L. S., Progress in Ichthyology During the Period of 1917—1937 1502

Bossé G. G., Spontaneous Change of Sex in *Eucommia* 617

Bychovsky B. E., Ontogenese und phylogenetische Beziehungen der parasitischen Platelminthes 1382

Cajlahjan M. Ch. «Considerations» and Facts in Connection with Hormonal Theory of Development of Plants 1111

Conférence du groupe biologique de l'Académie des Sciences de

Стр.

Виноградов Б. С., Громова В. И., Зенкевич Б. А., Розанов М. П. и Строганов С. У., Краткий обзор исследований по млекопитающим в СССР за 20 лет (1917—1937) 1503

Водяницкий В. А., Успехи изучения биологии Черного моря 1515

Войткевич А. А., Влияние ампутации пролиферирующих и резорбирующихся органов на развитие головастиков 509

Воларович М. П., Исследование влияния гидростатического давления на сокращение мышцы лягушки 43

Горбунов В. П., Гидробиологические исследования в северных морях СССР за 20 лет . . 1527

Громов В. В., О находке *Elephas primigenius* в межморенных отложениях 231

Гурьянова Е. Ф. и Линдберг Г. У., Успехи советских гидробиологических исследований в дальневосточных морях 1537

Демиденко Т. Т. и Попов В. П., Сроки поступления питательных веществ в яровую пшеницу в связи с подкормкой . . 271

Демиденко Т. Т. и Баринова Р. А., Влияние удобрений на устойчивость сахарной свеклы к почвенной засухе 559

Дружинин А. Н., Иванова В. В. и Любимов И. М., К вопросу сравнительного анатомического изучения яка, киргизского крупного рогатого скота и их гибридов 843

Елизарова С. С., Наследование ферментных признаков . . 1781

Ермаков А. И., Внутривидовая и индивидуальная изменчивость масла в семенах 1853

Жадин В. И., Успехи гидробиологического изучения рек СССР 1547

Жебрак А. Р., Изменчивость кроссинговера в X-хромосоме *Drosophila melanogaster* в зависимости от возраста родителей 83

Pg

l'URSS sur les problèmes de zoologie 1119

Demidenko T. T., and Popov V. P., Periods when Nutriment Comes into Spring Wheat in Connection with Additional Feeding 286

Druzinin A. N., Iwanowa W. W. and Ljubimow I. M., Zur Frage der vergleichenden anatomischen Untersuchung des Yaks, des kirgisischen Rindes und ihrer Hybriden 891

Filatow D. P., Bedeutung des Versuchs für die morphologische Characteristik der Organe und ihre Homologisierung 969

Gromov V. J., On Discovery of Remains *Elephas primigenius* in Mindel-Riess Age 235

Gorbunoff V. P., Hydrobiological Researches in the Northern Seas of USSR During 20 Years 1535

Gurianova E. F., and Lindberg G. U., Attainments of Hydrobiological Researches in the Seas of the Far East . . . 1545

Elisarova S. S., Inheritance of Enzyme Characters. Catalase of Barley 1786

Inozemcev S. J., Einige Übereinstimmungen in Kalimgehalt des Tier- und Pflanzenorganismus 982

Jebrak A. R., Variations of Crossing-Over in the X-Chromosome (*Drosophila melanogaster*) Depending Upon the Parents' Age 99

Jebrak A. R., Variations of the Crossing-Over in the 2nd Chromosome (*Drosophila melanogaster*) Depending Upon the Parents' Age 117

Jebrak A. R., Some Results of IV Session in the Lenin Academy of Agricultural Schiences . 701

Yermakov A. J., Individual and Intra-Species Variability of the Oil-Content of Seeds 1870

Juzepcuk S. W., New Species of the Genus *Solanum* L. in the Group *Tuberarium* Dun . . . 325

Imsenetzki A. A. and Naza-

Стр.

Жебрак А. Р., Изменчивость кроссинговера во 2-й хромосоме *Drosophila melanogaster* в зависимости от возраста родителей 103

Жебрак А. Р., О некоторых итогах IV сессии Всесоюзной академии с.-х. наук им. В. И. Ленина 671

Зернов С. А., Зоологический институт Академии Наук за период 1931—1936 гг. 1121

Иванов Н. Н., О селекции растений на химический состав 1801

Иванов С. Л., Климатическая изменчивость химического состава растений 1789

Имшенецкий А. А. и Назарова Е. С., О действии ультракоротких волн на грибы, разрушающие древесину, *Merulius lacrymans* (Schum.) и *Poria vaporaria* (Pers.) 221

Иноземцев С. И., О некоторых чертах сходства состояния калия в растительных и животных организмах 977

Квасников Б. В., Вегетативное размножение цикория с помощью регенерации как метод ускоренной селекции 333

Керкис Ю. Я., Причины неполной конъюгации хромосом у гибридов *Dr, melanogaster* и *Drosophila simulans* 459

Кириков С. В., Сравнительно-экологический очерк южноуральского дубравного и борового глухаря 821

Кисловский Д. А., Проблема овладения процессом эволюции домашних животных 121

Клумов С. К., Новые формы белухи 199

Клумов С. К., Сайка *Boreogadus Saida* (Lepech.) и ее значение для некоторых жизненных процессов Арктики 175

Книпович Н. М., Гидробиологическое изучение Каспийского моря 1555

Коновалов И. Н., Регулирование длины вегетационного периода у чечевиц 997

Pag

Krajevoi S. J., On the Experimental Production of Mutations in Plants 457

Kravkov S. W., Influence des excitation auditives sur la sensibilité lumineuse et chromatique de notre oeil 253

Kurentzow A. J., Die «Südliche» Elemente in der Lepidopteren-fauna der Taiga des Ussurigebiets 189

Kushner H. F., The Composition of the Blood of Sheep in Connection with their Productivity 480

rova E. S., The Effects of Ultra-Short Waves on Wood Destroying Fungi (*Merulius lacrymans* Schum. and *Poria vaporaria* Pers.) 229

Ivanov N. N., The Selection of Plants on the Basis of Chemical Composition 1833

Ivanov S. L., Climatic Variability of Chemical Composition in Plants 1800

Kerkis J. J., The Causes of Imperfect Conjugation of Chromosomes in Hybrids of *Drosophila simulans* and *D. melanogaster* 464

Kirikov S. V., A. Comparative Ecological Sketch of the Southern Ural Capercaillye Inhabiting Pine and Oak Forests . . 840

Kislovsky D. A., The Problem of Guiding the Process of Evolution in Our Domestic Animals 171

Klumov S. K., Morue polaire (*Boreogadus saida* Lepech.) et son importance pour certains procès vitaux de l'Arctique . . 187

Klumov S. K., A New Form of Belukha (*Delphinapterus Dorofeevi* sp. n.) 208

Knipovitch N. M., Hydrobiological Studies of the Caspian Sea 1569

Konovalov J. N., Regulating the Length of the Vegetative Period of Lentils 1021

Korzuyev P. A., und Hudajberdiev S. R., Über die Eigentümlichkeiten der Eiweissverdanung bei blutsaugenden und räuberischen Egeln (*Hirudo medicinalis* u. *H. Sanguisuga*) 912

Стр.

Коржуев П. А. и Худайбердиев С. Р., Об особенностях переваривания белков у кровососущих и хищных пиявок (*Hirudo medicinalis* и *Haemopis sanguisuga*) 907

Кравков С. В., Влияние слуховых раздражений на световую и цветовую чувствительность глаза 237

Краевой С. Я., Влияние ультракоротких волн на растения. 69

Краевой С. Я., Экспериментальное получение мутаций у растений 427

Куренцов А. И., Южные элементы фауны чешуекрылых Уссурийской тайги 196

Кушнер Х. Ф., Состав крови овец в связи с их продуктивностью 469

Кушнер Х. Ф., Спорные вопросы и недоразумения в генетике 703

Ласточкин Д. А., Гидробиологическая наука в области изучения бентоса озер и озерной классификации 1571

Линдберг Г. У., Фауна рыб Японского моря и история ее происхождения 1241

Лукин А. В., Биологический анализ уловов осетра в среднем течении Волги 211

Лус Я. Я., Лепин Г. К., Сапегин А. А., Костов Д. и Меллер Г. Г., Важнейшие результаты работы Института генетики Академии Наук СССР 1469

Матвеев Б. С., Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза 3

Матвеев Б. С., Роль эволюционной морфологии в развитии дарвинизма в СССР за двадцать лет 1415

Месяцев И. И., Строение косяков стадных рыб 745

Меллер Г. Г., Необходимость физики для изучения основных проблем генетики 57

Михлин Д. М., Некоторые итоги работ Института биохимии Академии Наук СССР за 1935—1937 гг. 1453

Pag.

Kushner H. F., Some Disputable Questions and Misconceptions in Genetics 717

Kwasnikow B. V., La multiplication végétative de la chicorée au moyen de la régénération des boutures de la racine . . . 389

Lastotchkin D. A., Soviet Sciencé Connected with Studies of the Bentos of Lakes and their Classification 1581

Lindberg G. U., Die ichtyologische Fauna des Japanischen Meeres und die Geschichte ihrer Entstehung 1225

Lukin A. W., Biologische Analyse der Störenfänge im mittleren Wolgalauf 220

Lus J. J., Lepin T. K., Sapehin A. A., Kostoff D. and Muller H. J., Main Results of Investigations Made in the Institute of Genetics of the Academy of Sciences of the USSR . . . 1491

Matveiev B. S., The Problem of the Correlation Between Ontogenesis and Phylogenesis . 39

Matveiev B. S., The Rôle of Evolutional Marphology in the Development of Darvinism in USSR for 20 years 1451

Mesiazew J. J., The Construction of Shoals of Gregarious Fishes 768

Michlin D., Principal Results of the Research Work of the Institute of Biochemistry of the Academy of Sciences of the USSR During 1935—1937 . . . 1488

Montschadsky A. S., Die Evolution der Larven und ihre Beziehung zu der Evolution der Imagines in der Familie *Culicidae* 1348

Muller H. J., The Need of Physics in the Attack on the Fundamental Problems of Genetics 51

Neiswestnowa - Shadina E. S., Verteilung und Saisondynamik der Biozönosen des Flussbettes und ihre Studiummethoden 1267

Nilov B. I., Laws in the Chemical Variability of Plants . . . 1730

Okanenko A. S., Biochemical Characteristics of Beetroot . . 1900

Стр.

Мончадский А. С., Эволюция личинок и ее связь с эволюцией взрослых комаров в пределах сем. *Culicidae* 1329
Неизвестнова - Жадина Е. С., Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения . 1247
Нилов В. И., Закономерности в химической изменчивости растений 1709
Оканенко А. С., Материалы к биохимической характеристике сортов свеклы 1871
Опарин А. И., Ферментная система, как основа физиологических признаков у растений . . 1733
Осипов А. П., К вопросу о генезисе каучука 983
Павловский Е. Н., Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам 1385
Павловский Е. Н., Достижения в области изучения эктопаразитов и переносчиков инфекций за двадцать лет . . . 1583
Павловский Е. Н., Экспедиционные работы Зоологического института Академии Наук СССР в 1931—1936 гг. 1613
Померанцев Б. И., О паразитических адаптациях у *Ixodoidea* (*Acarina*) 1423
Попов В. В., Гинандроморфизм и эффект паразитической кастрации (стилопизации) у *Halictus eurygnathus* Blüthgen (*Hymenoptera, Apoidea*) 485
Прокофьева - Бельговская А. А., Инертные районы на дистальных концах хромосом *Drosophila melanogaster* . . 719
Прокофьева - Бельговская А. А., К вопросу о строении хромосом в слюнных железах *Drosophila melanogaster* . . 393
Резолюция Совещания по зоологическим проблемам Биологической группы Академии Наук СССР 2—4 декабря 1936 г. . . 1437
Рихтер А. А., Итоги и перспективы работы Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева 1667

Pag.

Osipov A. P., The Question of the Genesis of Rubber 996
Oparin A. I., Enzyme Systems as the Basis of Physiological Characters in Plants 1752
Pavlovsky E. N., Biocenological Studies as Applied to Parasitological Problems 1421
Pavlovsky E. N., Achievements in the Study of Ectoparasites and Carriers of Infection . . . 1612
Pavlovsky E. N., Expeditionary Works in the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR 1629
Pomerancev B. J., Adaptations parasitiques des tiques *Ixodoidea* (*Acarina*) 1435
Popov V. V., Gynandromorphism and Effect of Stylopization in *Halictus eurygnathus* Blüthgen (*Hymenoptera, Apoidea*) 493
Prokofyeva-Belgovskaya A. A., Inert Regions in the Distal Ends of Chromosomes of *Drosophila melanogaster* . . . 723
Prokofyeva-Belgovskaya A. A., Observations on the Structure of Chromosomes in the Salivary Glands of *Drosophila melanogaster* 423
Résolutions de la conférence sur les problèmes zoologiques . . . 1437
Richter A. A. Summaries and Perspectives of the Work Executed in Timirjasew's Institute of Physiology of Plants 1680
Rivkina D. E., Der Glykogengehalt in den Regenerationsgeweben der Säugetiere 531
Rubin B. A., The Direction of Enzymatic Activity as a Basis of Sort Differences in Cultivated Plants 1768
Rubzow J. A., Zur Evolution der Kriebelmücken (*Simuliidae, Diptera*) 1321
Rylov V. M., Investigations of Zooplankton in the Continental Waters of USSR During 20 Years Following the Great October Revolution (1917—1937) . . 1640
Schaxel J. J., Die ontogenetische Determination in ihren Be-

Стр.

Рубин Б. А., Направленность действия ферментов как основа сортовых различий у культурных растений 1755
Рубцов И. А., К эволюции кровососущих мошек (*Simuliidae Diptera*) 1289
Рывкина Д. Е., Содержание гликогена в регенерирующей ткани млекопитающих 525
Рылов В. М., Исследования зоопланктона континентальных вод СССР за двадцать лет после Великой Октябрьской революции (1917—1937) 1631
Световидов А. Н., Классификация *Gadiformes* (*Anacanthini*) 1288
Семенов - Тян - Шанский А. П., Основные черты истории развития альпийских фаун . . 1211
Сергеев А. М., О филогении некоторых эмбриональных приспособлений рептилий 771
Серебровский П. В., Этюды по истории птиц Палеарктики . 1185
Сисакян Н. М., Направленность действия инвертазы, как признак засухоустойчивости и скороспелости у культурных растений 1771
Совещание Биологической группы Академии Наук СССР по зоологическим проблемам . . 1119
Сыроватский И. Я., Миграционные пути черноморской скумбрии 725
Товарницкий В. И., Материалы по биохимической характеристике сортов у сои 1903
Тугаринов А. Я., Миграции птиц на территории СССР в свете четвертичной истории страны 1171
Филатов Д. П., Значение опыта для морфологической характеристики органов и их гомологизирования 955
Чайлахян М. Х., «Рассуждения» и факты по поводу гормональной теории развития растений 1093
Шаксель Ю. Ю., Онтогенетическая детерминация в ее соотношении с филогенезом 913

Pag.

Semenov - Tian - Shanskij A. A., Les principaux traits de l'évolution des faunes alpestres 1222
Sergeev A., Phylogeny of Some Embryonal Adaptations in Reptiles 816
Serebrovsky P. V., Studies on the History of the Birds in the Palearctic 1185
Sernov S. A., Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences in the Period 1931—1936 1140
Syssakyan N. M., The Direction of Invertase Action as an Index of Drought Resistance and Forwardness in Cultivated Plants 1780
Schepkina T. V., Microchemical Method of Determining the Microflora Inside the Fibre of Cotton and the Damage Produced by it 633
Schmalhausen I. I., Die Aufgaben der modernen Phänogenetik 905
Schwarz P. A., Zytogenetische Untersuchung der Kartoffel . . 66
Shadin V. I., Progress of Hydrobiological Studies of the Streams and Rivers in USSR . . 1554
Sergeev A. M., Phylogeny of Some Embryonal Adaptations in Reptiles 816
Stegmann B. K., Progress of Soviet Ornithology During the Period of 1917—1937 1666
Stegmann B. K., Grundzüge der ornithogeographischen Einteilung der Paläarktis 1162
Streich G. und Swetosarow E., Faktoren, welche der Gefiederwechsel bestimmen 557
Syrovatsky J., Les voies de migration du maquereau (*Scomber scombrus L.*) de la mer Noire 744
Svetovidov A. N., Über die Klassification der *Gadiformes* oder *Anacanthini* 1281
Tovarnitzky V. I., Studies on the Biochemical Characterization of Sorts in the Soy-Bean . . . 1911
Tugarinov A. I., Bird Migra-

Стр.

ношении с генетикой и филогенезом 937

Шварц П. А., Цитогенетическое исследование картофеля . 59

Шмальгаузен И. И., Современные задачи феногенетики. 895

Шмук А. А., Химический состав алкалоидов при межвидовой гибридизации растений рода *Nicotiana* 1695

Штегман Б. К., Основы орнитогеографического деления Палеарктики 1149

Штегман Б. К., Советская орнитология за двадцать лет . . 1641

Штрайх Г. и Светозаров Е., Факторы, определяющие процесс смены оперения . 533

Щепкина Т. В., Микрохимический способ обнаружения микрофлоры и производимого ею повреждения внутри хлопковых волокон 619

Юзепчук С. В., Новые виды рода *Solanum* из группы *Tuberarium* Dun 295

Pag.

tions in USSR on the Base of the Quaternary History of the Country 1771

Vavilov N. I., Paths of Soviet Plant Breeding 670

Verescagin G. I., Die Arbeit der limnologischen Station der Akademie der Wissenschaften der UdSSR am Baikalsee . . . 1091

Vinogradov B. S., Work of the Zoological Institute on the Study of Mammals of Middle Asia 1147

Vinogradov B. S., Gromova V. I., Zenkevitsch B. A., Rozanov M. P. and Stroganow C. U., A Brief Review of Investigations Performed on Mammals in USSR for 20 years (1917—1937) 1513

Vodjanitzky V. A., Progress in the Study of the Black Sea 1425

Volarovich M. P., The Effects of Hydrostatic Pression on the Contraction of Frog's Muscle 49

Woitkewitsch A. A., The Effect of Amputation of Proliferating and Resorbing Organs on the Development of Tadpoles 622

ОГЛАВЛЕНИЕ

Речь товарища И. В. Сталина на предвыборном собрании избирателей Сталинского избирательного округа гор. Москвы, 11 декабря 1937 года в Большом театре 1683

Весь советский народ голосовал за партию Ленина—Сталина 1688

А. Н. Бах. Предисловие 1691

А. А. Шмук. Химический состав алкалоидов при межвидовой гибридизации растений рода **Nicotiana** 1693

В. И. Нилов. Закономерности в химической изменчивости растений 1709

А. И. Опарин. Ферментная система как основа физиологических признаков у растений 1733

Б. А. Рубин. Направленность действия ферментов как основа сортовых различий у культурных растений . . . 1755

Н. М. Сисакян Направленность действия инвертазы как признак засухоустойчивости и скороспелости у культурных растений 1771

С. С. Елизарова. Наследование ферментных признаков . . 1781

С. Л. Иванов. Климатическая изменчивость химического состава растений 1789

Н. Н. Иванов. О селекции растений на химический состав . 1801

В. В. Арасимович. Закономерности в наследовании химических признаков у бахчевых в связи с селекцией на химический состав 1835

А. И. Ермаков. Внутривидовая и индивидуальная изменчивость масла в семенах . . 1853

А. С. Оканенко. Материалы к биохимической характеристике сортов свеклы . . . 1871

В. И. Товарницкий. Материалы по биохимической характеристике сортов у сои . . 1903

Резолюции совещания по биохимии сорта 1913

Содержание Биологической серии за 1937 г. 1917

SOMMAIRE

A. N. Bach. Introduction 1691

A. A. Shmuck. The Chemical Composition of Alcaloids of Inter-Species Hybrids of the Genus **Nicotiana** 1707

W. J. Nilow. Laws in the Chemical Variability of Plants . . . 1730

A. J. Oparin. Enzyme Systems as the Basis of Physiological Characters in Plants 1752

B. A. Rubin. The Direction of Enzymatic Activity as a Basis of Sort Differences in Cultivated Plants 1768

N. M. Syssakyan. The Direction of Invertase Action as an Index of Drought-Resistance and Forwardness in Cultivated Plants 1780

S. S. Elizarova. Inheritance of anzyme Characters. Catalase of Barley 1786

S. L. Ivanov. Climate Variability of Chemical Composition in Plants 1780

N. N. Ivanov. The Selection of Plants on the Basis of Chemical Composition 1833

V. V. Arassimovich. Laws Governing the Inheritance of Chemical Character in *Cucurbitaceae*, with Respect to Selection Aiming at Improved Chemical Composition 1850

A. J. Yermakov. Individual and Intra-Species Variability of the Oil Content of Seeds 1870

A. S. Okanenko. On the Biochemical Characteristics of Some Sorts of Beetroot 1900

V. I. Tovarnitsky. Studies on the Biochemical Characterization of Sorts in the Soy-Bean 1911

Résolution de la conférence sur la biochimie des espèces . . . 1913

Table des matières de la série Biologique, 1937 1917

Технический редактор Е. Шнобель

Сдано в набор 16/X 1937 г. Подписано к печати 11/I 1938 г. Формат 72×108 см.
15¼ печ. листов. 45.760 зн. в печ. листе
Уполномоченный Главлита Б-36110. Тираж 2700 экз. Заказ 2177. АНИ № 801.

Типография газеты „Правда“ имени Сталина, Москва, ул. „Правды“, 24.